

Mohrenfalter (Genus: *Erebia*) als Indikatoren des Klima- und Landnutzungswandels in Südwest-Deutschland

**Dissertation
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard Karls Universität Tübingen
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)**

**vorgelegt von
Dipl.-Biol. Thomas Bamann
aus Tübingen**

**Tübingen
2014**

Tag der mündlichen Qualifikation:

Dekan:

1. Berichterstatter:

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. Wolfgang Rosenstiel

Prof. Dr. Oliver Betz

Prof. Dr. Heinz Köhler

Danksagung

Die Fertigstellung dieser Arbeit wäre ohne die Mithilfe zahlreicher Personen nicht möglich gewesen.

Ich möchte Herrn Prof. Betz (Universität Tübingen) für die Betreuung und Begleitung der Dissertation herzlich danken. Jederzeit war es für mich möglich, Rücksprache zu halten und wichtige Informationen und Lösungsansätze für aufkommende Probleme zu erhalten. Herrn Prof. Köhler (Universität Tübingen) danke ich für die Übernahme der Zweitkorrektur der Arbeit.

Mit Gabriel Hermann (Hildrizhausen) hatte ich einen der versiertesten Fachleute im Bereich der Tagfalter und ihrer Ökologie an meiner Seite, der mit mir in zahllosen Emails, Telefonaten und Begehungen die Problematik des Rückgangs der Mohrenfalter-Arten diskutiert hat. Nicht zuletzt war er es, der mich überhaupt auf diesen interessanten Themenkomplex aufmerksam gemacht hat. Ihm sei an dieser Stelle herzlichst für die geduldige und immer freundliche Zusammenarbeit gedankt.

Dr. Michael Meier (Münsingen-Dottingen) war für mich der nächste wichtige Ansprechpartner hinsichtlich fachlicher Belange. Ihm danke ich sehr für die Bereitstellung von zahlreichen Literaturquellen, Funddaten und Kontakten zu baden-württembergischen Lepidopterologen. Nur dadurch war es möglich, ein umfassendes Bild der Verbreitungshistorie der Mohrenfalter-Arten in Baden-Württemberg nachzuzeichnen. Ihm sei außerdem für stundenlange informative Gespräche und Hinweise gedankt.

Dr. Robert Trusch und Michael Falkenberg (beide Naturkundemuseum Karlsruhe) danke ich herzlich für die Bereitstellung ihres Datenarchivs und die Möglichkeit jederzeit nach Karlsruhe kommen und vor Ort an der Quelle recherchieren zu können.

Nicht zuletzt sei auch meiner Freundin und meiner Familie gedankt, die mich während der Durchführung der Arbeit immer unterstützt und mich beispielsweise während des Sommers 2012 in Krücken zu den Fundorten gefahren haben.

Des weiteren möchte ich allen privaten Meldern von Funddaten danken, die mir ihre Nachweise übermittelt haben. Diese werden nun in alphabetischer Reihenfolge aufgezählt:

Albrecht, M.; Bastian, J.; Billeter, M.; Brauner, O.; Dahl, K.; Dehner, R.; Deschle, R.; Deuring, H.-P.; Döring, J.; Edinger, B.; Eller, O.; Falkenberg, M.; Feucht, U.; Frick, A.; Fritzer, F.; Fuchs, H.; Goldschalt, M.; Götz, H.; Götz, T.; Hafner, S.; Hermann, G.; Herrmann, M.; Hillig, J.; Keiller, M.; Kirsch, F.; Kleine, B.; Kleiser, D.; Koch, H.-M.; Koelmann, D.; Koelmann, P.; Kratochwil, M.; Lewandowski, S.; Löderbusch, W.; Mai, F.; Malle, G.; Mayer, S.; Meier, M.; Meineke, J.-U.; Nunner, A.; Paulus, G.; Prosi, R.; Quack, J.; Reuscher, F.; Riedel, F.; Rychel, D.; Salcher, M.; Schäfer, M.; Schick, R.; Schön, W.; Schwarz, S.; Selle, K.; Steiner, R.; Tack, R.; Trautner, J.; Trusch, R.; Wagner, W.; Weißhapp, H.-M.; Wunderlich, A.; Zepf, M.; Zwiener, R.

Inhaltsverzeichnis

1.	Zusammenfassung	1
	Summary	17
2.	Einleitung	33
2.1	Habitatbindung von Schmetterlingen	33
2.1.1	Habitatqualität	33
2.1.2	Flächengröße und Isolation	34
2.2	Klimawandel	35
2.2.1	Phänologische Veränderungen	36
2.2.2	Arealveränderung	36
2.2.3	Änderung der Habitatpräferenzen	37
2.3	Landnutzungswandel	38
2.3.1	Offenland	38
2.3.2	Wald	39
2.4	Anpassung von Naturschutzmaßnahmen an den Klimawandel	40
2.5	Untersuchte Schmetterlingsarten	40
2.6	Zielsetzung	44
2.6.1	Ökologie der Zielarten – Arbeitshypothesen	44
2.6.2	Managementempfehlungen	44
3.	Material und Methoden	45
3.1	Hypothese 1: Arealodynamik	45
3.2	Hypothese 2: Metapopulationsstrukturen	46
3.3	Hypothese 3: Habitatpräferenzen	47
3.4	Hypothese 4: Einfluss der Winterkälte	48
3.5	Hypothese 5: Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen	50
3.6	Untersuchungsgebiet	50
3.6.1	Ober rheinebene	53
3.6.2	Kraichgau und Neckarbecken	54
3.6.3	Schwarzwald	54
3.6.4	Tauber- und Bauland	54
3.6.5	Kocher-Jagst-Region	55
3.6.6	Keuperwaldberge	55
3.6.7	Alb	55
3.6.8	Obere Gäue	55
3.6.9	Schwäbische Alb	55
3.6.10	Oberschwaben	56
3.6.11	Kartiermethodik	56

3.7	Statistische Auswertung	57
4.	Ergebnisse	60
4.1	<i>Erebia medusa</i>	60
4.1.1	Arealdynamik (Hypothese 1)	60
4.1.1.1	Literaturauswertung der Gesamtverbreitung	60
4.1.1.2	Literaturauswertung der Verbreitung in Zentraleuropa	60
4.1.1.3	Literaturauswertung der Verbreitung in Deutschland	61
4.1.1.4	Literaturauswertung der Lebensräume	62
4.1.1.5	Literaturauswertung der besiedelten Habitate in Europa	62
4.1.1.6	Literaturauswertung der besiedelten Habitate in Deutschland	63
4.1.1.7	Literaturauswertung der Höhenverbreitung	64
4.1.1.8	Literaturauswertung des Entwicklungszyklus	64
4.1.2	Literaturauswertung der Regionalverbreitung (Hypothese 1)	64
4.1.2.1	Südlicher Oberrhein	66
4.1.2.2	Mittlerer Oberrhein	66
4.1.2.3	Nördlicher Oberrhein	66
4.1.2.4	Kraichgau und Neckarbecken	66
4.1.2.5	Tauber- und Bauland	67
4.1.2.6	Kocher-Jagst-Region	67
4.1.2.7	Keuperwaldberge	67
4.1.2.8	Albvorland	68
4.1.2.9	Obere Gäue	68
4.1.2.10	Nordschwarzwald	69
4.1.2.11	Südschwarzwald	69
4.1.2.12	Ostalb	69
4.1.2.13	Mittlere Alb	69
4.1.2.14	Westalb	69
4.1.2.15	Nördliches Oberschwaben	69
4.1.2.16	Allgäu und Adelegg	70
4.1.2.17	Bodenseeregion	70
4.1.3	Rekapitulation der Arealregression von <i>E. medusa</i> in Baden-Württemberg (Hypothese 1)	71
4.1.3.1	Phänologie/Flugzeit	71
4.1.3.2	Literaturauswertung der historischen Verbreitung	73
4.1.3.3	Literaturauswertung der Verbreitung bis 1960	75
4.1.3.4	Literaturauswertung der Verbreitung bis 1980	76
4.1.3.5	Literaturauswertung der Verbreitung bis 2000	77
4.1.3.6	Literaturauswertung der rezenten Verbreitung ab dem Jahre 2000	78

4.2.4	Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche von <i>E. medusa</i> in Baden-Württemberg (Hypothesen 2, 3, 5)	80
4.1.4.1	Höhenlage	83
4.1.4.2	Habitate	84
4.1.4.3	Flächengröße	86
4.1.4.4	Konnektivität	86
4.1.4.5	Exposition	87
4.1.4.6	Inklination	89
4.1.4.7	Nutzung	91
4.1.4.8	Wirtspflanzenhäufigkeit	92
4.1.4.9	Höhe der Krautschicht	92
4.1.4.10	Deckungsgrade der Baumschichten	94
4.1.4.11	Deckungsgrade der Strauchschichten	95
4.1.4.12	Deckungsgrad der Krautschicht	97
4.1.4.13	Deckungsgrad der Moosschicht	98
4.1.4.14	Deckungsgrad der Streuschicht	98
4.1.4.15	Anteil an Offenbodenstellen	100
4.1.4.16	Deckungsgrad der Wirtspflanzen (<i>Festuca ovina/rubra</i> agg.)	101
4.1.4.17	Potentielle Sonnenscheindauer	101
4.1.4.18	Albvorland	102
4.1.4.19	Kraichgau und Neckarbecken	106
4.1.4.20	Obere Gäue	109
4.1.4.21	Oberschwaben	112
4.1.4.22	Schwäbische Alb	115
4.1.4.23	Tauberland	118
4.1.5	Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitate (Hypothesen 3, 5)	121
4.1.5.1	Wirtspflanzen	121
4.1.5.2	Eiablage-, Larval- und Mikrohabitat	121
4.1.6	Klimakammerversuche zum Einfluss winterlicher Temperaturen auf die Larvalstadien (Hypothese 4)	128
4.1.6.1	Mortalitätsraten	128
4.1.6.2	Larvengewichte	129
4.1.7	Analyse von Klimaparametern (Hypothesen 1, 4)	131
4.1.8	Komplexe Analysen	135
4.1.8.1	Binäre logistische Regression	135
4.1.8.2	Diskriminanzanalyse	136
4.1.8.3	Hauptkomponentenanalyse	137

	4.1.8.4 Habitatqualität	139
	4.1.8.5 Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern	144
4.2	<i>Erebia aethiops</i>	149
4.2.1	Arealdynamik (Hypothese 1)	149
4.2.1.1	Literaturauswertung der Gesamtverbreitung	149
4.2.1.2	Literaturauswertung der Verbreitung in Zentraleuropa	149
4.2.1.3	Literaturauswertung der Verbreitung in Deutschland	150
4.2.1.4	Literaturauswertung der Lebensräume	151
4.2.1.5	Literaturauswertung der besiedelten Habitate in Europa	152
4.2.1.6	Literaturauswertung der besiedelten Habitate in Deutschland	153
4.2.1.7	Literaturauswertung der Höhenverbreitung	154
4.2.1.8	Literaturauswertung des Entwicklungszyklus	155
4.2.2	Literaturauswertung der Regionalverbreitung	155
4.2.2.1	Südliche Oberrheinebene	156
4.2.2.2	Nördliche Oberrheinebene	157
4.2.2.3	Kraichgau und Neckarbecken	157
4.2.2.4	Tauber- und Bauland	158
4.2.2.5	Odenwald	158
4.2.2.6	Kocher-Jagst-Region	158
4.2.2.7	Keuperwaldberge	159
4.2.2.8	Albvorland	159
4.2.2.9	Obere Gäue	160
4.2.2.10	Nordschwarzwald	160
4.2.2.11	Südschwarzwald	161
4.2.2.12	Ostalb	161
4.2.2.13	Mittlere Alb	161
4.2.2.14	Westalb	161
4.2.2.15	Nördliches Oberschwaben	162
4.2.2.16	Allgäu und Adelegg	162
4.2.2.17	Bodenseeregion	163
4.2.3	Rekapitulation der Arealregression von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg (Hypothese 1)	163
4.2.3.1	Phänologie/Flugzeit	163
4.2.3.2	Literaturauswertung der historischen Verbreitung	165
4.2.3.3	Literaturauswertung der Verbreitung bis 1960	167
4.2.3.4	Literaturauswertung der Verbreitung bis 1980	168
4.2.3.5	Literaturauswertung der Verbreitung bis 2000	169
4.2.3.6	Literaturauswertung der rezenten Verbreitung ab dem Jahre 2000	171

4.2.4	Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg (Hypothesen 2, 3, 5)	173
4.2.4.1	Höhenlage	176
4.2.4.2	Habitate	177
4.2.4.3	Flächengröße	179
4.2.4.4	Konnektivität	180
4.2.4.5	Exposition	181
4.2.4.6	Inklination	183
4.2.4.7	Nutzung	185
4.2.4.8	Nektarpflanzenhäufigkeit	186
4.2.4.9	Höhe der Krautschicht	187
4.2.4.10	Deckungsgrade der Baumschichten	188
4.2.4.11	Deckungsgrade der Strauchschichten	189
4.2.4.12	Deckungsgrad der Krautschicht	192
4.2.4.13	Deckungsgrad der Moosschicht	192
4.2.4.14	Deckungsgrad der Streuschicht	194
4.2.4.15	Anteil an Offenbodenstellen	195
4.2.4.16	Deckungsgrade der Wirtspflanzen	196
4.2.4.17	Sonnenscheindauer	201
4.2.4.18	Albvorland	203
4.2.4.19	Obere Gäue	204
4.2.4.20	Oberschwaben	208
4.2.4.21	Schwäbische Alb	212
4.2.4.22	Tauberland	216
4.2.4.23	Vorkommen von <i>E. aethiops</i> in weiteren Naturräumen	220
4.2.5	Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitate (Hypothesen 3, 5)	223
4.2.5.1	Wirtspflanzen	223
4.2.5.2	Eiablage-, Larval- und Mikrohabitat	224
4.2.6	Analyse von Klimaparametern (Hypothesen 1, 4)	229
4.2.7	Komplexe Analysen	231
4.2.7.1	Binäre logistische Regression	231
4.2.7.2	Diskriminanzanalyse	233
4.2.7.3	Hauptkomponentenanalyse	234
4.2.7.4	Habitatqualität	236
4.2.7.5	Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern	241
4.3	<i>Erebia ligea</i>	245
4.3.1	Arealdynamik (Hypothese 1)	245

4.3.1.1	Literaturauswertung der Gesamtverbreitung	245
4.3.1.2	Literaturauswertung der Verbreitung in Zentraleuropa	245
4.3.1.3	Literaturauswertung der Verbreitung in Deutschland	246
4.3.1.4	Literaturauswertung der Lebensräume	247
4.3.1.5	Literaturauswertung der besiedelten Habitate in Europa	247
4.3.1.6	Literaturauswertung der besiedelten Habitate in Deutschland	248
4.3.1.7	Literaturauswertung der Höhenverbreitung	248
4.3.1.8	Literaturauswertung des Entwicklungszyklus	249
4.3.2	Literaturauswertung der Regionalverbreitung (Hypothese 1)	249
4.3.2.1	Südliche Oberrheinebene	251
4.3.2.2	Kraichgau und Neckarbecken	251
4.3.2.3	Tauber- und Bauland	251
4.3.2.4	Albvorland	251
4.3.2.5	Obere Gäue	252
4.3.2.6	Nordschwarzwald	252
4.3.2.7	Südschwarzwald	253
4.3.2.8	Ostalb	253
4.3.2.9	Mittlere Alb	253
4.3.2.10	Westalb	254
4.3.2.11	Nördliches Oberschwaben	254
4.3.2.12	Allgäu und Adelegg	255
4.3.2.13	Bodenseeregion	255
4.3.3	Rekapitulation der Arealregression von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg (Hypothese 1)	256
4.3.3.1	Phänologie/Flugzeit	256
4.3.3.2	Literaturauswertung der historischen Verbreitung	259
4.3.3.3	Literaturauswertung der Verbreitung bis 1960	261
4.3.3.4	Literaturauswertung der Verbreitung bis 1980	262
4.3.3.5	Literaturauswertung der Verbreitung bis 2000	263
4.3.3.6	Literaturauswertung der rezenten Verbreitung ab dem Jahre 2000	265
4.3.4	Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg (Hypothesen 2, 3, 5)	267
4.3.4.1	Höhenlage	270
4.3.4.2	Habitate	271
4.3.4.3	Flächengröße	272
4.3.4.4	Konnektivität	273
4.3.4.5	Exposition	274
4.3.4.6	Inklination	276

4.3.4.7	Nutzung	277
4.3.4.8	Nektarpflanzenhäufigkeit	278
4.3.4.9	Höhe der Krautschicht	278
4.3.4.10	Deckungsgrade der Baumschichten	279
4.3.4.11	Deckungsgrade der Strauchschichten	280
4.3.4.12	Deckungsgrad der Krautschicht	282
4.3.4.13	Deckungsgrad der Moosschicht	284
4.3.4.14	Deckungsgrad der Streuschicht	285
4.3.4.15	Anteil an Offenbodenstellen	286
4.3.4.16	Deckungsgrade der Wirtspflanzen	287
4.3.4.17	Sonnenscheindauer	290
4.3.4.18	Vergleich ehemals besiedelter Habitats mit aktuell noch besetzten Flächen	292
4.3.4.19	Albvorland	295
4.3.4.20	Obere Gäue	299
4.3.4.21	Oberschwaben	301
4.3.4.22	Schwäbische Alb	306
4.3.4.23	Schwarzwald	309
4.3.5	Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitats (Hypothesen 3, 5)	312
4.3.5.1	Wirtspflanzen	312
4.3.5.2	Eiablage-, Larval- und Mikrohabitat	313
4.3.6	Analyse von Klimaparametern (Hypothesen 1, 4)	317
4.3.7	Komplexe Analysen	318
4.3.7.1	Binäre logistische Regression	318
4.3.7.2	Diskriminanzanalyse	319
4.3.7.3	Hauptkomponentenanalyse	320
4.3.7.4	Habitatqualität	321
4.3.7.5	Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern	325
5.	Diskussion	329
5.1	<i>E. medusa</i>	330
5.1.1	Hypothese 1 (Arealökologie)	330
5.1.2	Hypothese 2 (Metapopulationsökologie)	330
5.1.3	Hypothese 3 (Habitatpräferenzen)	331
5.1.4	Hypothese 4 (Einfluss der Winterkälte)	334
5.1.5	Hypothese 5 (Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen)	335
5.1.6	Rückgangursachen von <i>E. medusa</i>	335
5.1.6.1	Rückgangursachen in der Oberrheinebene	340

5.1.6.2	Rückgangsursachen im Kraichgau und Neckarbecken	340
5.1.6.3	Rückgangsursachen im Tauber- und Bauland	341
5.1.6.4	Rückgangsursachen in der Kocher-Jagst-Region	341
5.1.6.5	Rückgangsursachen in den Keuperwaldbergen	342
5.1.6.6	Rückgangsursachen im Albvorland	342
5.1.6.7	Rückgangsursachen in den Oberen Gäuen	343
5.1.6.8	Rückgangsursachen im Schwarzwald	343
5.1.6.9	Rückgangsursachen auf der Schwäbischen Alb	344
5.1.6.10	Rückgangsursachen in Oberschwaben	344
5.1.6.11	Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von <i>E. medusa</i> in Baden-Württemberg	346
5.1.6.12	Einstufung von <i>E. medusa</i> für die neue Rote Liste	348
5.2	<i>E. aethiops</i>	349
5.2.1	Hypothese 1 (Arealodynamik)	349
5.2.2	Hypothese 2 (Metapopulationsdynamik)	349
5.2.3	Hypothese 3 (Habitatpräferenzen)	350
5.2.4	Hypothese 4 (Einfluss der Winterkälte)	353
5.2.5	Hypothese 5 (Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen)	353
5.2.6	Rückgangsursachen von <i>E. aethiops</i>	353
5.2.6.1	Waldhabitate	354
5.2.6.2	Übergangsbereiche zum Offenland	355
5.2.6.3	Rückgangsursachen in der Oberrheinebene	356
5.2.6.4	Rückgangsursachen im Kraichgau und Neckarbecken	357
5.2.6.5	Rückgangsursachen im Tauber- und Bauland	358
5.2.6.6	Rückgangsursachen in der Kocher-Jagst-Region	358
5.2.6.7	Rückgangsursachen in den Keuperwaldbergen	358
5.2.6.8	Rückgangsursachen im Albvorland	359
5.2.6.9	Rückgangsursachen in den Oberen Gäuen	359
5.2.6.10	Rückgangsursachen auf der Schwäbischen Alb	360
5.2.6.11	Rückgangsursachen in Oberschwaben	361
5.2.6.12	Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg	363
5.2.6.13	Einstufung von <i>E. aethiops</i> für die neue Rote Liste	367
5.3	<i>E. ligea</i>	368
5.3.1	Hypothese 1 (Arealodynamik)	368
5.3.2	Hypothese 2 (Metapopulationsdynamik)	368
5.3.3	Hypothese 3 (Habitatpräferenzen)	369
5.3.4	Hypothese 4 (Einfluss der Winterkälte)	371

5.3.5	Hypothese 5 (Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen)	371
5.3.6	Rückgangsursachen von <i>E. ligea</i>	371
5.3.6.1	Rückgangsursachen im Albvorland	373
5.3.6.2	Rückgangsursachen in den Oberen Gäuen	373
5.3.6.3	Rückgangsursachen im Schwarzwald	374
5.3.6.4	Rückgangsursachen auf der Schwäbischen Alb	375
5.3.6.5	Rückgangsursachen in Oberschwaben	375
5.3.6.6	Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von <i>E. ligea</i> in Baden- Württemberg	377
5.3.6.7	Einstufung von <i>E. ligea</i> für die neue Rote Liste	377
6.	Fazit	379
7.	Methodendiskussion	381
8.	Literatur	384
9.	Anhang	406

Tabellenverzeichnis

Tab. 2.1: Ökologie der zu untersuchenden Schmetterlingsarten	43
Tab. 3.1: Für <i>Erebia</i> -Arten wichtige Regionen in Baden-Württemberg, unterteilt nach Bezugs- und ausgewählten Naturräumen sowie charakteristischen Parametern des jeweiligen Naturraumes	52
Tab. 3.2: Ausgewählte Klimaparameter und deren Bedeutung für ein kontinentales bzw. atlantisches Klima	57
Tab. 4.1: Rote Liste der drei <i>Erebia</i> -Arten in den deutschen Bundesländern nach SETTELE et al. (2005)	61
Tab. 4.2: Charakteristische besiedelte Habitate von <i>E. medusa</i> in Mitteleuropa und in den Alpen	62
Tab. 4.3: Naturräume Baden-Württembergs und deren historische und aktuelle Besiedlung durch <i>E. medusa</i>	65
Tab. 4.4: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches	80
Tab. 4.5: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	81
Tab. 4.6: Untersuchte und besiedelte Habitate von <i>E. medusa</i> in den Großräumen Baden-Württembergs	82
Tab. 4.7: Durchschnittliche Individuenzahlen in den Bezugsräumen	83
Tab. 4.8: Höhenlagen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	84
Tab. 4.9: Untersuchte Habitattypen und Besiedlungsgrad von <i>E. medusa</i>	84
Tab. 4.10: Untersuchte Habitattypen, unterteilt nach Bezugsräumen	85
Tab. 4.11: Flächengrößen der von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	86
Tab. 4.12: Flächengrößen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	86
Tab. 4.13: Konnektivität der von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	86
Tab. 4.14: Konnektivität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	87
Tab. 4.15: Exposition der von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	87
Tab. 4.16: Exposition der von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	89
Tab. 4.17: Exposition der von <i>E. medusa</i> ehemals besiedelten, aktuell erloschenen Vorkommen	89
Tab. 4.18: Inklinaton der von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	90
Tab. 4.19: Inklinaton untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	91
Tab. 4.20: Nutzungstypen in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	91
Tab. 4.21: Nutzungstypen in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	92
Tab. 4.22: Wirtspflanzenhäufigkeit in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	92
Tab. 4.23: Höhe der Krautschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	94

Tab. 4.24: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) und niedrigerer Baumschichten (B2) in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	94
Tab. 4.25: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	95
Tab. 4.26: Deckungsgrade niedrigerer Baumschichten (B2) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	95
Tab. 4.27: Deckungsgrade höherer (S1), mittlerer Baumschichten (S2) und niedriger (S3) Strauchschichten in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	95
Tab. 4.28: Deckungsgrade höherer Strauchschichten (S1) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	96
Tab. 4.29: Deckungsgrade mittlerer Strauchschichten (S2) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	96
Tab. 4.30: Deckungsgrade niedriger Strauchschichten (S3) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	97
Tab. 4.31: Deckungsgrade der Krautschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	98
Tab. 4.32: Deckungsgrade der Moosschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	98
Tab. 4.33: Deckungsgrade der Streuschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	99
Tab. 4.34: Anteile der Offenbodenstellen in besiedelten und unbesiedelten Habitaten	100
Tab. 4.35: Anteil an Offenbodenstellen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	100
Tab. 4.36: Deckungsgrade der Wirtspflanzen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	101
Tab. 4.37: Potentielle Sonnenscheindauer im Juni in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	101
Tab. 4.38: Potentielle Sonnenscheindauer in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	102
Tab. 4.39: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches im Albvorland	102
Tab. 4.40: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate im Albvorland, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	103
Tab. 4.41: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der sechs noch bekannten, besiedelten Habitate im Albvorland	104
Tab. 4.42: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches im Kraichgau und Neckarbecken	106
Tab. 4.43: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate im Kraichgau und Neckarbecken, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	107
Tab. 4.44: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der fünf noch bekannten, besiedelten Habitate im Kraichgau und Neckarbecken	108
Tab. 4.45: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches in den Oberen Gäuen	109

Tab. 4.46: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate in den Oberen Gäuen, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	110
Tab. 4.47: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches in Oberschwaben	112
Tab. 4.48: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate in Oberschwaben, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	113
Tab. 4.49: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches auf der Schwäbischen Alb	115
Tab. 4.50: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate auf der Schwäbischen Alb, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	116
Tab. 4.51: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches im Tauberland	118
Tab. 4.52: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate im Tauberland, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	119
Tab. 4.53: Für <i>E. medusa</i> im Freiland belegte Wirtspflanzen und die jeweilige Nachweisregion	121
Tab. 4.54: In der vorliegenden Arbeit vorgenommene Eiablage-Beobachtungen von <i>E. medusa</i> in Baden-Württemberg	122
Tab. 4.55: Abiotische Parameter der Habitate mit Beobachtungen von Eiablage, Schlupf von Imagines oder Larvalstadien	123
Tab. 4.56: Deckungsgrade der verschiedenen Vegetationsschichten in Habitaten mit Beobachtungen von Eiablage, Schlupf von Imagines oder Larvalstadien	124
Tab. 4.57: Überlebensraten von Larvalstadien von <i>E. medusa</i> unter drei verschiedenen Klimaszenarien in den Wintern 2010/2011 und 2011/2012	129
Tab. 4.58: Schlupfraten der Imagines von <i>E. medusa</i> nach der Überwinterung unter drei verschiedenen Klimaszenarien in den Wintern 2010/2011 und 2011/2012	129
Tab. 4.59: Durchschnittliche Gewichte [mg] und Gewichtsveränderungen [%] der Larvalstadien von <i>E. medusa</i> unter drei verschiedenen Klimaszenarien in den Wintern 2010/2011 und 2011/2012 vor und nach der Überwinterung	130
Tab. 4.60: Ausgewählte Klimaparameter in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000	131
Tab. 4.61: Klimaindex in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000	132
Tab. 4.62: Anzahl der Tage mit Schneedecke, getrennt nach Regionen und Zeiträumen	132
Tab. 4.63: Klimaparameter in von <i>E. medusa</i> besiedelten und in unbesiedelten Habitaten	133
Tab. 4.64: Klimaindex untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	134
Tab. 4.65: Anzahl der Tage mit Schneedecke untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	134
Tab. 4.66: Binäre logistische Regressionen getestet auf ein Vorkommen von <i>E. medusa</i>	136
Tab. 4.67: Diskriminanzanalyse getestet auf ein Vorkommen von <i>E. medusa</i>	137
Tab. 4.68: Hauptkomponentenanalyse mit den für <i>E. medusa</i> verwendeten Parametern	138
Tab. 4.69: Ausgewählte Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von <i>E. medusa</i> an ihren Lebensraum am besten beschreiben	140

Tab. 4.70: Qualität der von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	141
Tab. 4.71: Die 50 bestgeeigneten Habitate für <i>E. medusa</i> aus rein strukturellen Gesichtspunkten	142
Tab. 4.72: Qualität untersuchter Habitate getrennt nach Bezugsräumen	144
Tab. 4.73: Ausgewählte Klima- und Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von <i>E. medusa</i> an ihren Lebensraum am besten beschreiben	144
Tab. 4.74: Klima- und Habitatqualität der von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	145
Tab. 4.75: Die 50 für <i>E. medusa</i> bestgeeigneten Habitate bei einer Kombination von Klima- und Habitatparametern	146
Tab. 4.76: Klima- und Habitatqualität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	147
Tab. 4.77: Vergleich von Habitat- und ganzheitlicher Lebensraumqualität, getrennt nach Bezugsräumen	148
Tab. 4.78: Rote Liste der drei <i>Erebia</i> -Arten in den deutschen Bundesländern nach SETTELE et al. (2005)	150
Tab. 4.79: Von <i>E. aethiops</i> besiedelte Habitattypen in Europa	152
Tab. 4.80: Naturräume Baden-Württembergs und deren historische und aktuelle Besiedlung durch <i>E. aethiops</i>	155
Tab. 4.81: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches	173
Tab. 4.82: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	174
Tab. 4.83: Untersuchte und besiedelte Habitate von <i>E. aethiops</i> in den Großräumen Baden-Württembergs	176
Tab. 4.84: Durchschnittliche Individuenzahlen in den Bezugsräumen	176
Tab. 4.85: Höhenlagen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	177
Tab. 4.86: Untersuchte Habitattypen und Besiedlungsgrad von <i>E. aethiops</i>	177
Tab. 4.87: Untersuchte Habitattypen unterteilt nach Bezugsräumen	178
Tab. 4.88: Flächengrößen der von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	179
Tab. 4.89: Flächengröße untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	180
Tab. 4.90: Konnektivität der von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	180
Tab. 4.91: Konnektivität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	181
Tab. 4.92: Exposition der von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	181
Tab. 4.93: Exposition der von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	182
Tab. 4.94: Exposition in von <i>E. aethiops</i> ehemals besiedelten, aktuell erloschenen Habitaten	183
Tab. 4.95: Inklination in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	183
Tab. 4.96: Inklination untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	185
Tab. 4.97: Nutzungstypen in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	185

Tab. 4.98: Nutzungstypen in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	186
Tab. 4.99: Nektarpflanzenhäufigkeit in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	186
Tab. 4.100: Höhe der Krautschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	187
Tab. 4.101: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) und niedrigerer Baumschichten (B2) in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	188
Tab. 4.102: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	189
Tab. 4.103: Deckungsgrade niedrigerer Baumschichten (B2) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	189
Tab. 4.104: Deckungsgrade höherer (S1), mittlerer Baumschichten (S2) und niedriger (S3) Strauchschichten in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	190
Tab. 4.105: Deckungsgrade höherer Strauchschichten (S1) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	190
Tab. 4.106: Deckungsgrade mittlerer Strauchschichten (S2) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	191
Tab. 4.107: Deckungsgrade niedriger Strauchschichten (S3) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	191
Tab. 4.108: Deckungsgrade der Krautschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	192
Tab. 4.109: Deckungsgrade der Mooschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	193
Tab. 4.110: Deckungsgrade der Streuschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	195
Tab. 4.111: Anteile der Offenbodenstellen in besiedelten und unbesiedelten Habitaten	195
Tab. 4.112: Anteil an Offenbodenstellen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	196
Tab. 4.113: Deckungsgrade potentieller Wirtspflanzen in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	197
Tab. 4.114: Deckungsgrade von <i>Brachypodium pinnatum</i> in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	197
Tab. 4.115: Deckungsgrade von <i>Brachypodium sylvaticum</i> in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	198
Tab. 4.116: Deckungsgrade von <i>Calamagrostis epigejos</i> in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	199
Tab. 4.117: Deckungsgrade von <i>Molinia caerulea/arundinacea</i> in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	200
Tab. 4.118: Deckungsgrade von <i>Carex</i> sp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	200
Tab. 4.119: Deckungsgrade von <i>Luzula</i> sp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	201
Tab. 4.120: Potentielle Sonnenscheindauer im Juni in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	201

Tab. 4.121: Potentielle Sonnenscheindauer in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	203
Tab. 4.122: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter des besiedelten Habitats im Albvorland	203
Tab. 4.123: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches in den Oberen Gäuen	205
Tab. 4.124: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate in den Oberen Gäuen, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	206
Tab. 4.125: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches in Oberschwaben	208
Tab. 4.126: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate in Oberschwaben, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	209
Tab. 4.127: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der sieben noch bekannten, besiedelten Habitate in Oberschwaben	212
Tab. 4.128: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches auf der Schwäbischen Alb	212
Tab. 4.129: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate auf der Schwäbischen Alb, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	213
Tab. 4.130: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches im Tauberland	216
Tab. 4.131: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate im Tauberland, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	217
Tab. 4.132: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der sechs bekannten, besiedelten Habitate im Tauberland	219
Tab. 4.133: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der sechs bekannten, besiedelten Habitate in der Oberrheinebene	220
Tab. 4.134: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter besiedelter Habitate in den Keuperwaldbergen	222
Tab. 4.135: Von <i>E. aethiops</i> genutzte, im Freiland bestätigte Wirtspflanzen nach Regionen	223
Tab. 4.136: Eiablagebeobachtungen von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg	224
Tab. 4.137: Abiotische Parameter in Habitaten mit Eiablagebeobachtungen von <i>E. aethiops</i>	225
Tab. 4.138: Deckungsgrade [%] der Vegetationsschichten in Habitaten mit Eiablagebeobachtungen von <i>E. aethiops</i>	226
Tab. 4.139: Ausgewählte Klimaparameter in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000	229
Tab. 4.140: Normierter Klimaindex in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000	230
Tab. 4.141: Klimaparameter in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	230
Tab. 4.142: Klimaindex untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	231
Tab. 4.143: Binäre logistische Regressionen getestet auf ein Vorkommen von <i>E. aethiops</i>	233
Tab. 4.144: Diskriminanzanalyse getestet auf ein Vorkommen von <i>E. aethiops</i>	234

Tab. 4.145: Hauptkomponentenanalyse mit den für <i>E. aethiops</i> und <i>E. ligea</i> verwendeten Parametern	235
Tab. 4.146: Ausgewählte Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von <i>E. aethiops</i> an ihren Lebensraum am besten beschreiben	236
Tab. 4.147: Qualität von <i>E. aethiops</i> besiedelter und unbesiedelter Habitate	238
Tab. 4.148: Die 50 besten für <i>E. aethiops</i> geeigneten Habitate aus rein strukturellen, das Habitat betreffenden Gesichtspunkten	239
Tab. 4.149: Qualität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	241
Tab. 4.150: Ausgewählte Klima- und Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von <i>E. aethiops</i> an ihren Lebensraum am besten beschreiben	241
Tab. 4.151: Klima- und Habitatqualität in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	242
Tab. 4.152: Die 50 besten für <i>E. aethiops</i> geeigneten Habitate bei einer Kombination von Klima- und Habitatparametern	242
Tab. 4.153: Klima- und Habitatqualität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	244
Tab. 4.154: Vergleich von Habitat- und ganzheitlicher Lebensraumqualität, getrennt nach Bezugsräumen	244
Tab. 4.155: Rote Liste der drei <i>Erebia</i> -Arten in den deutschen Bundesländern nach SETTELE et al. (2005)	246
Tab. 4.156: Von <i>E. ligea</i> besiedelte Habitattypen in Europa	247
Tab. 4.157: Naturräume Baden-Württembergs und deren historische und aktuelle Besiedlung durch <i>E. ligea</i>	250
Tab. 4.158: Nachweise von <i>E. ligea</i> (Anzahl Fundorte) in geraden und ungeraden Jahren	258
Tab. 4.159: Nachweise von <i>E. ligea</i> in geraden und ungeraden Jahren unterteilt nach Bezugsräumen	258
Tab. 4.160: Nachweise von <i>E. ligea</i> in geraden und ungeraden Jahren unterteilt nach Regionen	259
Tab. 4.161: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches	267
Tab. 4.162: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	268
Tab. 4.163: Untersuchte und besiedelte Habitate von <i>E. ligea</i> in den Großräumen Baden-Württembergs	270
Tab. 4.164: Durchschnittliche Individuenzahlen in den Bezugsräumen	270
Tab. 4.165: Höhenlagen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	271
Tab. 4.166: Untersuchte Habitattypen und Besiedlungsgrad von <i>E. ligea</i>	271
Tab. 4.167: Untersuchte Habitattypen, unterteilt nach Bezugsräumen	272
Tab. 4.168: Flächengrößen von <i>E. ligea</i> besiedelter und unbesiedelter Habitate	272
Tab. 4.169: Flächengrößen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	273
Tab. 4.170: Konnektivität in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	274
Tab. 4.171: Konnektivität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	274

Tab. 4.172: Exposition der von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	275
Tab. 4.173: Exposition von <i>E. ligea</i> besiedelter und unbesiedelter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	276
Tab. 4.174: Expositionen der von <i>E. ligea</i> ehemals besiedelten, aktuell erloschenen Habitate	276
Tab. 4.175: Inklinatation der von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitate	277
Tab. 4.176: Inklinatation untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	277
Tab. 4.177: Nutzungstypen auf von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	277
Tab. 4.178: Nutzungstypen in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	278
Tab. 4.179: Nektarpflanzenhäufigkeit in von <i>E. ligea</i> besiedelter und unbesiedelter Habitaten	278
Tab. 4.180: Höhe der Krautschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	279
Tab. 4.181: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) und niedrigerer Baumschichten (B2) in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	279
Tab. 4.182: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	280
Tab. 4.183: Deckungsgrade niedrigerer Baumschichten (B2) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	280
Tab. 4.184: Deckungsgrade höherer (S1), mittlerer Baumschichten (S2) und niedriger (S3) Strauchschichten in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	281
Tab. 4.185: Deckungsgrade höherer Strauchschichten (S1) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	281
Tab. 4.186: Deckungsgrade mittlerer Strauchschichten (S2) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	282
Tab. 4.187: Deckungsgrade niedrigerer Strauchschichten (S3) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	282
Tab. 4.188: Deckungsgrade der Krautschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	283
Tab. 4.189: Deckungsgrade der Moosschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	285
Tab. 4.190: Deckungsgrade der Streuschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	285
Tab. 4.191: Anteile der Offenbodenstellen in besiedelten und unbesiedelten Habitaten	286
Tab. 4.192: Anteile an Offenbodenstellen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen	286
Tab. 4.193: Deckungsgrade potentieller Wirtspflanzen in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	287
Tab. 4.194: Deckungsgrade von <i>Brachypodium pinnatum</i> in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	288
Tab. 4.195: Deckungsgrade von <i>Brachypodium sylvaticum</i> in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	288
Tab. 4.196: Deckungsgrade von <i>Calamagrostis epigejos</i> in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	289

Tab. 4.197: Deckungsgrade von <i>Molinia</i> spp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	289
Tab. 4.198: Deckungsgrade von <i>Carex</i> spp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	290
Tab. 4.199: Deckungsgrade von <i>Luzula</i> spp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	290
Tab. 4.200: Sonnenscheindauer im Juni in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	291
Tab. 4.201: Potentielle Sonnenscheindauer im Juni in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen	292
Tab. 4.202: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches	292
Tab. 4.203: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	294
Tab. 4.204: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter ehemals besiedelter Habitate im Albvorland	296
Tab. 4.205: Übersicht über die wichtigsten Strukturparameter ehemals besiedelter Habitate im Albvorland	296
Tab. 4.206: Übersicht über die potentiellen Wirtspflanzen ehemals besiedelter Habitate im Albvorland	297
Tab. 4.207: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und ehemals besiedelte Patches	297
Tab. 4.208: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter ehemals besiedelter Habitate in den Oberen Gäuen	300
Tab. 4.209: Übersicht über die wichtigsten Strukturparameter ehemals besiedelter Habitate in den Oberen Gäuen	300
Tab. 4.210: Übersicht über die potentiellen Wirtspflanzen ehemals besiedelter Habitate in den Oberen Gäuen	300
Tab. 4.211: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches	301
Tab. 4.212: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate Oberschwabens, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	303
Tab. 4.213: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten der Schwäbischen Alb erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches	306
Tab. 4.214: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate der Schwäbischen Alb, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	307
Tab. 4.215: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten des Schwarzwaldes erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches	309
Tab. 4.216: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate des Schwarzwaldes, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches	310

Tab. 4.217: Von <i>E. ligea</i> genutzte, im Freiland bestätigte Wirtspflanzen nach Regionen	313
Tab. 4.218: Eiablagebeobachtungen von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg	313
Tab. 4.219: Abiotische Parameter in Habitaten mit Eiablagebeobachtungen von <i>E. ligea</i>	314
Tab. 4.220: Deckungsgrade [%] der Vegetationsschichten in Habitaten mit Eiablagebeobachtungen von <i>E. ligea</i>	314
Tab. 4.221: Klimaparameter in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	317
Tab. 4.222: Klimaindex untersuchter Habitate getrennt nach Bezugsräumen	318
Tab. 4.223: Binäre logistische Regressionen getestet auf ein Vorkommen von <i>E. ligea</i>	319
Tab. 4.224: Diskriminanzanalyse getestet auf ein Vorkommen von <i>E. ligea</i>	320
Tab. 4.225: Ausgewählte Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von <i>E. ligea</i> an ihren Lebensraum am besten beschreiben	322
Tab. 4.226: Qualität von <i>E. ligea</i> besiedelter und unbesiedelter Habitate	323
Tab. 4.227: Die 50 besten für <i>E. ligea</i> geeigneten Habitate aus rein strukturellen, das Habitat betreffenden Gesichtspunkten	324
Tab. 4.228: Qualität untersuchter Habitate getrennt nach Bezugsräumen	325
Tab. 4.229: Ausgewählte Klima- und Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von <i>E. ligea</i> an ihren Lebensraum am besten beschreiben	326
Tab. 4.230: Klima- und Habitatqualität von <i>E. ligea</i> besiedelter und unbesiedelter Habitate	326
Tab. 4.231: Die 50 besten für <i>E. ligea</i> geeigneten Habitate bei einer Kombination von Klima- und Habitatparametern	327
Tab. 4.232: Klima- und Habitatqualität untersuchter Habitate getrennt nach Bezugsräumen	328
Tab. 5.1: Einstufung von <i>E. medusa</i> in die Rote Liste Baden-Württembergs und der Großräume	348
Tab. 5.2: Einstufung von <i>E. aethiops</i> in die Rote Liste Baden-Württembergs und der Großräume	368
Tab. 5.3: Einstufung von <i>E. ligea</i> in die Rote Liste Baden-Württembergs und der Großräume	377
Tab. 6.1: Übersicht über die wichtigsten Erkenntnisse zu den drei untersuchten <i>Erebia</i> -Arten	380
Tab. 7.1: Ehemals von <i>E. medusa</i> besiedelte Habitate in Baden-Württemberg, die von der Art aufgegeben wurden und im Laufe der Untersuchungen nicht mehr bestätigt werden konnten	406
Tab. 7.2: Oneway-ANOVA nach Scheffé-Prozedur für die für <i>E. medusa</i> ausgewählten Parameter	409
Tab. 7.3: Ehemals von <i>E. aethiops</i> besiedelte Habitate in Baden-Württemberg, die von der Art aufgegeben wurden und im Laufe der Untersuchungen nicht mehr bestätigt werden konnten	410
Tab. 7.4: Oneway-ANOVA nach Scheffé-Prozedur für die für <i>E. aethiops</i> ausgewählten Parameter	412
Tab. 7.5: Ehemals von <i>E. ligea</i> besiedelte Habitate in Baden-Württemberg, die von der Art aufgegeben wurden und im Laufe der Untersuchungen nicht mehr bestätigt werden konnten	413
Tab. 7.6: Oneway-ANOVA nach Scheffé-Prozedur für die für <i>E. ligea</i> ausgewählten Parameter	415

Abbildungsverzeichnis

Abb. 3.1: Flexarien und Fauna-Boxen zur Aufzucht und Überwinterung von Larven von <i>E. medusa</i>	50
Abb. 3.2: Die Naturräume Baden-Württembergs	51
Abb. 4.1: Europäische Verbreitung von <i>E. medusa</i>	60
Abb. 4.2: Flugzeit von <i>E. medusa</i> bis zum Jahre 1990	72
Abb. 4.3: Flugzeit von <i>E. medusa</i> bis zum Jahre 1990	72
Abb. 4.4: Historische Verbreitung von <i>E. medusa</i> in Baden-Württemberg	74
Abb. 4.5: Verbreitung von <i>E. medusa</i> um 1960	75
Abb. 4.6: Verbreitung von <i>E. medusa</i> um 1980	76
Abb. 4.7: Verbreitung von <i>E. medusa</i> um 2000	77
Abb. 4.8: Rezente Verbreitung von <i>E. medusa</i> in Baden-Württemberg	79
Abb. 4.9: Exposition und Inklinatation der von <i>E. medusa</i> besiedelten Habitate	88
Abb. 4.10: Inklinatation der von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	90
Abb. 4.11: Höhe der Krautschicht in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	93
Abb. 4.12: Deckungsgrad der Streuschicht in von <i>E. medusa</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	99
Abb. 4.13: Von <i>E. medusa</i> besiedelte Habitate im Albvorland	105
Abb. 4.14: Von <i>E. medusa</i> besiedelte Habitate in den Oberen Gäuen	111
Abb. 4.15: Von <i>E. medusa</i> besiedelte Habitate in Oberschwaben	114
Abb. 4.16: Von <i>E. medusa</i> genutzte Habitate auf der Schwäbischen Alb	117
Abb. 4.17: Von <i>E. medusa</i> genutzte Habitate im Tauberland	120
Abb. 4.18: Schema eines charakteristischen Eiablage- und Larvalhabitats von <i>E. medusa</i>	125
Abb. 4.19: Eiablageplatz und potentielles Larvalhabitat von <i>E. medusa</i> im Albvorland	125
Abb. 4.20: Schlupfhabitat von <i>E. medusa</i> im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken	126
Abb. 4.21: Eiablagestelle von <i>E. medusa</i> auf der Schwäbischen Alb	126
Abb. 4.22: Eiablagestelle von <i>E. medusa</i> im Feuchthabitat auf der Schwäbischen Alb	127
Abb. 4.23: Eiablagestelle von <i>E. medusa</i> in einer Kiesgrube in Oberschwaben	127
Abb. 4.24: Eiablagestelle von <i>E. medusa</i> im Tauberland	128
Abb. 4.25: Hauptkomponentendiagramm für <i>E. medusa</i> mit eingetragenen Vorkommen	139
Abb. 4.26: Europäische Verbreitung von <i>E. aethiops</i>	149
Abb. 4.27: Ehemaliger Fundort von <i>E. aethiops</i> bei Bilingen im Kraichgau	158
Abb. 4.28: Flugzeit von <i>E. aethiops</i> bis zum Jahre 1990	164
Abb. 4.29: Flugzeit von <i>E. aethiops</i> ab dem Jahre 1990	164
Abb. 4.30: Historische Verbreitung von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg	166
Abb. 4.31: Verbreitung von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg bis zum Jahre 1960	167
Abb. 4.32: Verbreitung von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg bis zum Jahre 1980	168
Abb. 4.33: Verbreitung von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg bis zum Jahre 2000	170

Abb. 4.34: Rezente Verbreitung von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg	172
Abb. 4.35: Exposition und Inklinaton in von <i>E. aethiops</i> besiedelten Habitaten	182
Abb. 4.36: Inklinaton in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten Habitaten	184
Abb. 4.37: Höhe der Krautschicht in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	187
Abb. 4.38: Deckungsgrade der Moosschicht in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	193
Abb. 4.39: Deckungsgrade der Streuschicht in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	194
Abb. 4.40: Deckungsgrade von <i>Brachypodium pinnatum</i> in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	196
Abb. 4.41: Potentielle Sonnenscheindauer in von <i>E. aethiops</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	202
Abb. 4.42: Letztes von <i>E. aethiops</i> besiedeltes Habitat im Albvorland	204
Abb. 4.43: Von <i>E. aethiops</i> besiedelte Habitate in den Oberen Gäuen	207
Abb. 4.44: Von <i>E. aethiops</i> besiedelte Habitate in Oberschwaben	211
Abb. 4.45: Von <i>E. aethiops</i> besiedelte Habitate auf der Schwäbischen Alb	215
Abb. 4.46: Von <i>E. aethiops</i> besiedelte Habitate im Tauberland	219
Abb. 4.47: Von <i>E. aethiops</i> besiedelte Habitate in der Oberrheinebene	221
Abb. 4.48: Von <i>E. aethiops</i> besiedeltes Habitat in den Keuperwaldbergen	222
Abb. 4.49: Idealisiertes Schema eines belegten Eiablageplatzes auf der Schwäbischen Alb	226
Abb. 4.50: Eiablagestelle von <i>E. aethiops</i> im Albvorland	227
Abb. 4.51: Aufsicht auf das Eiablagehabitat in den Oberen Gäuen bei Unterschwandorf	227
Abb. 4.52: Eiablagestelle von <i>E. aethiops</i> auf der Schwäbischen Alb bei Mahlstetten	228
Abb. 4.53: Potentielles Larvalhabitat von <i>E. aethiops</i> am südlichen Oberrhein bei Hartheim	228
Abb. 4.54: Potentielle Larvalhabitate von <i>E. aethiops</i> im Westallgäuer Hügelland	229
Abb. 4.55: Hauptkomponentendiagramm für <i>E. aethiops</i> mit eingetragenen Vorkommen	236
Abb. 4.56: Europäische Verbreitung von <i>E. ligea</i>	245
Abb. 4.57: Flugzeit von <i>E. ligea</i> bis zum Jahre 1990	257
Abb. 4.58: Flugzeit von <i>E. ligea</i> ab dem Jahre 1990	257
Abb. 4.59: Historische Verbreitung von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg	260
Abb. 4.60: Verbreitung von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg bis 1960	261
Abb. 4.61: Verbreitung von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg bis 1980	262
Abb. 4.62: Verbreitung von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg bis 2000	264
Abb. 4.63: Rezente Verbreitung von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg	266
Abb. 4.64: Exposition und Inklinaton der von <i>E. ligea</i> besiedelten Habitate	275
Abb. 4.65: Deckungsgrade der Krautschicht in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	283
Abb. 4.66: Deckungsgrade der Moosschicht in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	284

Abb. 4.67: Potentielle Sonnenscheindauer im Juni in von <i>E. ligea</i> besiedelten und unbesiedelten <i>Patches</i>	291
Abb. 4.68: Ehemals von <i>E. ligea</i> besiedelte Habitate im Albvorland	299
Abb. 4.69: Von <i>E. ligea</i> ehemals besiedelte Habitate im Nordteil der Oberen Gäue	301
Abb. 4.70: Von <i>E. ligea</i> besiedelte Habitat in Oberschwaben	305
Abb. 4.71 : Von <i>E. ligea</i> besiedelte Habitate auf der Schwäbischen Alb	309
Abb. 4.72: Von <i>E. ligea</i> besiedelte Habitate im Südschwarzwald	312
Abb. 4.73: Schematisiertes Eiablage- und Larvalhabitat von <i>E. ligea</i> im Schwarzwald	314
Abb. 4.74: Eiablagestelle von <i>E. ligea</i> im Südschwarzwald bei Vöhrenbach	315
Abb. 4.75: Schematisiertes Eiablage- und Larvalhabitat von <i>E. ligea</i> auf der Schwäbischen Alb	316
Abb. 4.76: Eiablagestelle von <i>E. ligea</i> auf der Schwäbischen Alb bei Mahlstetten	316
Abb. 4.77: Hauptkomponentendiagramm für <i>E. ligea</i> mit eingetragenen Vorkommen	321
Abb. 5.1: Aktuelle und prognostizierte Verbreitung für die Zeitspanne von zehn und 50 Jahren von <i>E. medusa</i> in Baden-Württemberg	345
Abb. 5.2: Aktuelle und prognostizierte Verbreitung für die Zeitspanne von 10 und 50 Jahren von <i>E. aethiops</i> in Baden-Württemberg	363
Abb. 5.3: Aktuelle und prognostizierte Verbreitung für die Zeitspanne von 10 und von 50 Jahren von <i>E. ligea</i> in Baden-Württemberg	376

1. Zusammenfassung

Einleitung

Viele Schmetterlingsarten haben in ihren Beständen im Laufe des 20. Jahrhunderts durch Lebensraumverluste im Zuge der Intensivierung der Landwirtschaft und der Industrialisierung große Einbußen hinnehmen müssen. Durch die in der jüngeren Vergangenheit eingetretenen klimatischen Veränderungen ergeben sich für viele Tierarten einerseits neue Ausbreitungsmöglichkeiten, andererseits jedoch auch neue Gefährdungspotentiale. Zahlreiche Studien belegen den großen Einfluss des Klimawandels auf verschiedene Tier- und Pflanzengruppen. Während einige Arten vom Klimawandel profitieren und ihr Areal aufgrund der Erwärmung nach Norden hin ausweiten können, besteht speziell für boreo-montane, d. h. an kühle Klimate angepasste Arten, ein erhöhtes Extinktionsrisiko. Naturschutzmaßnahmen müssen deshalb zukünftig die Auswirkungen des Klimawandels berücksichtigen, da nur auf diese Weise ein erfolgreicher Biotop- und Artenschutz gewährleistet werden kann. Momentan besteht jedoch zu zahlreichen Arten noch erheblicher Forschungsbedarf bezüglich ihrer Lebensraumsansprüche und Reaktionen auf den Klimawandel. Hier müssen die aktuellen Wissensdefizite deutlich gemindert werden, um Schutzziele und Strategien des Habitatmanagements an die veränderten klimatischen Rahmenbedingungen anpassen zu können.

Die an kalte und aride Gebiete angepasste Gattung der Mohrenfalter (*Erebia* spp.) ist aufgrund ihrer Lebensraumpräferenzen durch die Klimaerwärmung besonders gefährdet. Als Indikatorarten für eine klimabedingte Gefährdung von Schmetterlingsarten können daher drei in Baden-Württemberg ehemals weit verbreitete Arten dieser Gattung, *Erebia medusa*, *Erebia aethiops* und *Erebia ligea*, dienen. Eine regressive Bestandsentwicklung aller drei Arten setzte vor allem in den wärmebegünstigten und atlantisch geprägten Regionen Baden-Württembergs vor einigen Jahrzehnten ein. Sie lässt sich nicht allein durch Lebensraumverluste erklären, da geeignete Habitate noch in weiten Landstrichen in ausreichender Anzahl vorhanden sind. Deshalb wird ein klimatischer Einfluss auf den Rückgang dieser Arten vermutet. Um die genauen Ursachen für die Arealveränderungen erkennen und einen weiteren Rückgang der mittlerweile auf der Roten Liste geführten *Erebia*-Arten verhindern zu können, sind detaillierte Kenntnisse der aktuellen Verbreitungssituation, ihrer Lebensraumsansprüche und ihrer Reaktionen auf den Klimawandel vonnöten.

Im Rahmen dieses Dissertationsprojektes soll geklärt werden, ob der Klimawandel zu Veränderungen in der Verbreitung der drei *Erebia*-Arten geführt hat und welche Ursachen den regressiven Bestandsentwicklungen zugrunde liegen. Hierzu wurden folgende Hypothesen aufgestellt:

Klimabedingte Prozesse:

- **Hypothese 1 (→ Arealdynamik):** Die Verbreitung aller drei *Erebia*-Arten beschränkt sich weitgehend auf die Schwäbische Alb und nahe gelegene „Kälteinseln“, obwohl geeignete Lebensräume in allen Naturräumen in ausreichender Zahl zu finden sind. Der Rückgang der Arten in anderen Naturräumen ist nicht nur durch eine Veränderung der Lebensräume bedingt, sondern auch auf die fortschreitende Klimaerwärmung zurückzuführen.
- **Hypothese 2 (→ Metapopulationsstrukturen):** Alle drei Arten weisen ausgeprägte Metapopulationsstrukturen auf. Unbesiedelte Habitate, deren Entfernungen zu besiedelten Habitaten über einem artspezifischen Grenzwert liegen, können trotz potentieller Eignung nicht kolonisiert werden.
- **Hypothese 3 (→ Habitatpräferenzen):** Es gibt einen eindeutigen Trend zur Bevorzugung lokalklimatisch kühlerer Habitate, der durch die Klimaerwärmung bedingt ist. Die Eignung von Habitaten lässt sich anhand verschiedener Parameter (Inklination, Exposition, Vegetationsstruktur) exakt bestimmen.
- **Hypothese 4 (→ Einfluss der Winterkälte):** Die winterlichen Temperaturen haben bei allen drei Arten einen signifikanten Einfluss auf Wachstums- und Überlebensraten der überwinternden Raupen. Höhere Wintertemperaturen und häufige Frostwechsel wirken sich negativ auf die Überlebensraten aus,

da diese die Stoffwechselaktivität während der Ruhephase erhöhen und so zu herabgesetzter Vitalität führen.

Einfluss der Nutzungsweise:

- **Hypothese 5 (→ Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen):** Fortgeschrittene Sukzession auf Sturmflächen und Kahlschlägen sowie die Hochwaldnutzung führen zur Verdrängung der *Erebia*-Arten. Ihre Vorkommen bleiben auf frühe Sukzessionsstadien beschränkt. Intensive Nutzung von Magerrasen und Streuwiesen führt zur Verdrängung von *Erebia medusa*.

Material und Methoden

Um die aufgestellten Hypothesen zu überprüfen, wurden verschiedene methodische Ansätze, von der praktischen Feldarbeit (Kartierungen) über experimentelle Ansätze (Überwinterungsversuche) bis hin zu ausführlichem Literaturstudium (Fundedaten) verfolgt. Die zur Klärung der einzelnen Hypothesen angewandten Methoden waren:

Hypothese 1: Arealodynamik: In einem spezifisch auf die jeweilige Art abgestimmten Transekt, das verschiedene baden-württembergische Naturräume (Kraichgau, Obere Gäue, Albvorland, Schwäbische Alb, Oberschwaben) umfasste, wurden geeignete Habitate und ehemals belegte Fundorte auf Vorkommen der *Erebia*-Arten zur Flugzeit einmal, bei ausbleibender Bestätigung mindestens ein zweites Mal untersucht. Zusätzlich wurden in ausgewählten Regionen weitere ehemalige Fundorte aufgesucht, um ein möglichst komplettes Bild der aktuellen Verbreitung der Arten in Baden-Württemberg zu erhalten. Um einen kausalen Zusammenhang zwischen Aussterbeprozessen und Klimaerwärmung herstellen zu können, wurden die bei den Begehungen erhobenen Präsenz-Absenz-Daten mit habitatbeschreibenden Parametern und Klimadaten korreliert.

Hypothese 2: Metapopulationsstrukturen: Mithilfe geostatistischer Verfahren wurde der Isolationsgrad eines jeden Habitats bestimmt. Hieraus ließen sich Erkenntnisse zu den spezifischen Metapopulationsstrukturen und die Mindestgröße besiedelbarer Habitate gewinnen.

Hypothese 3: Habitatpräferenzen: Um die spezifischen Ansprüche der *Erebia*-Arten an ihre Umwelt exakt beschreiben zu können, wurden in jedem Habitat, unabhängig davon ob besiedelt oder nicht, in jeweils drei zufällig ausgewählten Quadratmeterflächen verschiedene geografische und strukturelle Parameter aufgenommen. Diese sollten die Lebensraumbedingungen möglichst detailliert wiedergeben. Hierzu wurden folgende Parameter ausgewählt:

- **Höhenlage** über dem Meeresspiegel (auf Grundlage von TOP 25)
- **Flächengröße** mit geostatistischen Verfahren (auf Grundlage von TOP 25)
- **Lebensraumtyp** und **Nutzungsformen** (kategoriale Einschätzung anhand von Zeigerarten nach ELLENBERG et al. 1992)
- **Exposition** und **Inklination** (mittels eines Spiegelkompasses mit eingebautem Neigungsmesser)
- potentielle **Sonnenscheindauer** im Juni (mittels eines Horizontoskops nach Tonne)
- **Deckungsgrade** und **mittlere Höhen** der Streu-, Moos-, Kraut-, Strauch- und Baumschicht (Schätzung in 5 %-Schritten)
- **Deckungsgrade** und **Verteilung** potentieller **Wirtspflanzen** (Schätzung in 5 %-Schritten)
- **Semiquantitative Erfassung** der bevorzugten **Nektarpflanzen** in sieben Abundanzklassen
- **Semiquantitative Erfassung** der **Imagines** in fünf Abundanzklassen mit einheitlichem Flächen- und Zeitbezug

Aus den gewonnenen Erkenntnissen zu den Strukturen in Habitaten, in denen die Arten auftraten oder gar hohe Falterdichten erreichten, konnten Optimalhabitate definiert werden, die als Maß zur qualitativen Bewertung weiterer Habitate galten. Durch Kombination der entscheidenden Faktoren für ein Vorkommen der Arten aus den oben genannten Parametern konnten wiederum den Habitaten an sich Punktwerte zugeordnet werden, die als Maß für die Qualität eines Lebensraumes dienten. Durch alleinige Verwendung von Habitatparametern wurde die Habitatqualität berechnet. Durch die Hinzunahme von Klimaparametern wurde die Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern ermittelt. Durch diese Methodik konnte außerdem überprüft werden, ob geeignete Habitate in den jeweiligen Klimaräumen vorhanden sind und somit das Konzept der Metapopulationstheorie zu Geltung kommen kann.

Hypothese 4: Einfluss der Winterkälte: Um den Einfluss der winterlichen Temperaturen auf die überwinternden Raupen untersuchen zu können, wurden während der Winter 2010/2011 und 2011/2012 Zucht- und Überwinterungsversuche in Klimaschränken durchgeführt. Drei unterschiedliche Klimaregimes wurden hierbei mit jeweils 30 Larven getestet. Die Überwinterung bei +1 bis -1 °C sollte dabei als Kontrolle dienen und repräsentierte die konstanten Temperaturen, wie sie unter einer dauerhaften Schneedecke herrschen. Es wurde erwartet, dass die Mortalität der Raupen bei dieser Überwinterungsform gering ist. Die Überwinterung bei dauerhaft positiven Temperaturwerten (ca. 5 °C) sollte die Verhältnisse in den warmen Naturräumen Baden-Württembergs (z.B. Oberrheinebene) darstellen. Die Mortalität der Raupen sollte aufgrund der dauerhaft erhöhten Stoffwechselaktivität signifikant ansteigen. Das dritte Überwinterungsregime sollte wechselhafte Winter repräsentieren, wie sie heutzutage in zahlreichen Regionen Baden-Württembergs auftreten. Die Temperaturen schwankten hierbei zwischen +10 °C und -10 °C. Es wurde erwartet, dass die Mortalität der Larven durch die häufigen Temperaturwechsel im Vergleich zum konstant warmen Klimaregime nochmals ansteigt. Ein weiterer Teilversuch beinhaltete die Überwinterung mit und ohne Streuschicht, da sie als wichtiger isolierender Faktor während der Hibernation vermutet wurde.

Hypothese 5: Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen: Durch Aufnahme der einzelnen Habitatparameter ließen sich die Lebensraumansprüche der *Erebia*-Arten exakt beschreiben. Es sollte abgeklärt werden, wie diese Ansprüche mit menschlicher Nutzung der Lebensräume (z.B. Mahd, Beweidung, Waldwirtschaft) in Einklang zu bringen sind. Die gewonnenen Erkenntnisse sind für die Naturschutzpraxis von großer Bedeutung.

Statistische Auswertung

Mittelwertvergleiche wurden mit Hilfe des Mann-Whitney-U-Tests durchgeführt. Zur Berechnung signifikanter Unterschiede von Proportionen (Mortalitätsraten) wurde der z-Test angewandt. Um die Vergleichbarkeit von Klimaparametern wahren und einen Klimaindex aus mehreren gleichwertigen Variablen schaffen zu können, mussten diese Parameter normiert werden. Um die Unabhängigkeit von Variablen (in diesem Fall generell „Vorkommen versus kein Vorkommen“) gegenüber verschiedenen Ausprägungen von Merkmalen (z. B. Habitattyp, Exposition, Nutzung) zu überprüfen, wurde der χ^2 -Test nach Pearson durchgeführt. Um Unterschiede zwischen Bezugsräumen hinsichtlich spezifischer Parameter deutlich zu machen, wurde eine One-Way-ANOVA angewandt. Die Einschätzung des Signifikanzniveaus erfolgte anhand der für diese Fragestellungen optimierte Scheffé-Prozedur.

Um die Einflussgrößen verschiedener Parameter auf ein Vorkommen der Arten herauszufiltern, wurden komplexe Analyse-Methoden angewandt. Besonders geeignet sind hierfür binäre logistische Regressionen und Diskriminanzanalysen.

Die Hauptkomponentenanalyse wurde zur Dimensionsreduktion durch Vereinigung der Parameter zu wenigen Hauptkomponenten durchgeführt.

Ergebnisse

E. medusa

Verbreitung: Es erfolgte eine Literaturlauswertung der Verbreitung und der Lebensraumanprüche von *E. medusa* in Europa und speziell in Mitteleuropa. Generell ist ein Rückgang der Art in zahlreichen europäischen Ländern gerade in tiefliegenden, warmen oder atlantisch geprägten Regionen auszumachen. So ist *E. medusa* in Brandenburg bereits ausgestorben und in zahlreichen weiteren Bundesländern (z.B. Mecklenburg-Vorpommern, Niedersachsen, Nordrhein-Westfalen, Hessen) stark rückläufig. Im Rahmen der Dissertation konnte belegt werden, dass die Art auch in Baden-Württemberg in der Oberrheinebene bereits ausgestorben und in den wärmegeprägten Regionen des Kraichgau und des Neckarbeckens nur noch relikitär vorhanden ist. Wenig besser ist die Situation im Tauberland, in den Oberen Gäuen, im Albvorland, im Schwarzwald und in Oberschwaben. Allein auf der Schwäbischen Alb sind noch individuenreiche Metapopulationen anzutreffen.

Phänologie: Nach Analyse des Datenarchivs hat sich die Flugzeit von *E. medusa* im Zeitraum von 1990-2012 im Vergleich zum Zeitraum vor 1990 signifikant um etwa zwei Wochen nach vorne verlagert.

Arealregression in Baden-Württemberg: Der Rückgang von *E. medusa* setzte bereits vor 1960 in der Oberrheinebene ein. Bis 1980 waren die Vorkommen am nördlichen Oberrhein und am Kaiserstuhl erloschen, erste größere Verbreitungslücken existierten auch im Kraichgau und im Neckarbecken. Bis zum Jahr 2000 waren die Populationen des südlichen Oberrheins erloschen. In Oberschwaben zeigten sich erste eindeutige Regressionstendenzen. Heutzutage ist *E. medusa* nach eigenen Kartierungen und Auswertung des Datenarchivs im Kraichgau fast ausgestorben, in weiteren Bezugsräumen (z.B. Oberschwaben, Tauberland, Albvorland) bereits sehr selten. Kleinere Metapopulation existieren im östlichen Württemberg, im Heckengäu und im Hegau. Das Verbreitungszentrum stellt die Schwäbische Alb mit Baar-Alb dar.

Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche (Ergebnisse der Auswertung der im Rahmen der Dissertation aufgenommenen Parameter):

Geographie und Klima: Besiedelte *Patches* liegen in größeren Höhenlagen als unbesiedelte und sind großflächiger. Ihre Hangneigung ist signifikant geringer im Vergleich zu unbesiedelten Habitaten. Keine Unterschiede zeigen sich in der Konnektivität, in der Exposition und in der Dauer der potentiellen Besonnung.

Mikrohabitat: Besiedelt werden bevorzugt brachliegende oder schafbeweidete Halbtrockenrasen oder gemulchte Böschungen, seltener einschürige Magerwiesen. Die Mikrohabitate sind geprägt von einer eher niedrigwüchsigen Krautschicht. Die Deckungsgrade höherer Baumschichten sind im Vergleich zu unbesiedelten *Patches* geringer, diejenigen niedrigerer Baumschichten erhöht. Keinerlei signifikante Unterschiede zeigen sich bezüglich der Deckungsgrade der Strauchschichten sowie der Kraut- und Moosschicht. Höchst signifikant erhöht ist in besiedelten Habitaten dagegen der Deckungsgrad der Streuschicht und damit einhergehend signifikant erniedrigt der Anteil offener Bodenstellen. Keine Rolle spielen andere Strukturelemente offener Bodenstellen wie Grus, Steine, Fels oder Ameisenhaufen. Die Deckungsgrade der Wirtspflanzen sind in besiedelten Habitaten ebenfalls signifikant erhöht.

Albvorland: Beim Bezugsraum Albvorland handelt es sich um eine aktuell nur noch dünn von *E. medusa* besiedelte Region, deren besiedelte Habitate vornehmlich brachliegende, großflächige und gut verknüpfte Halbtrockenrasen in recht steiler, jedoch eingenischer Südhanglage sind. Die Mikrohabitate weisen hohe Deckungsgrade niedriger Strauchschichten sowie der Kraut-, Moos- und Streuschichten bei nicht mehr vorhandenen Offenbodenanteilen und einem durchschnittlichen Wirtspflanzen-Anteil auf. Die Anzahl der Sonnenstunden im Juni ist leicht reduziert.

Kraichgau und Neckarbecken: Der Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken wird in weiten Bereichen aktuell nicht mehr von *E. medusa* besiedelt. Allein in der südlichen Grenzregion zu den Oberen Gäuen (Heckengäu) existieren noch wenige Populationen. Diese siedeln hauptsächlich auf extensiv beweideten, mittelgroßen und mäßig gut verknüpften Halbtrockenrasen, die meist auf leicht geneigten Kuppen zu finden sind. Die Mikrohabitate sind geprägt von hohen Anteilen niedriger Strauchschichten, durchschnittlichen Anteilen der Streuschicht und nur geringen Anteilen der Moosschicht. Sehr häufig sind die Wirtspflanzen (*Festuca* spp.) in den besiedelten Habitaten zu finden. Die durchschnittliche Sonnenscheindauer ist recht hoch. Aufgrund der geringen Anzahl (n = 5) besiedelter Habitats dürfen

diese Ergebnisse nicht überinterpretiert werden.

Obere Gäue: Im Bezugsraum Obere Gäue entwickelt *E. medusa* sowohl im Süd- als auch im besser untersuchten Nordteil (Heckengäu) ausgeprägte Metapopulationsstrukturen. Bei den genutzten Habitaten handelt es sich meist um extensiv schafbeweidete Halbtrockenrasen mit Bracheanteilen, die recht großflächig und gut verknüpft sind. Die Art besiedelt hier jegliche Expositionen, die Habitats sind häufig hängig. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch hohe Anteile niedriger Strauchschichten (Schlehensukzession) und niedrige Deckungsgrade von Kraut- und Streuschicht bei hohen Offenbodenanteilen aus. Dies ist auf die regional noch regelmäßig praktizierte Schafbeweidung zurückzuführen. Die durchschnittliche Sonnenscheindauer liegt im oberen Bereich.

Oberschwaben: Im Bezugsraum Oberschwaben ist *E. medusa* nur noch regional im Grenzgebiet zur Schwäbischen Alb, im Hegau und im Westallgäuer Hügelland anzutreffen und muss mittlerweile als selten gelten. Generell werden zwei verschiedene Habitattypen besiedelt. Im nördlichen Teil (angrenzend an die Schwäbische Alb) ist *E. medusa* bevorzugt auf Halbtrockenrasen und deren Brachen anzutreffen, im Südteil besiedelt die Art mesophile Böschungen, Verkehrsbegleitflächen und aufgelassene Kiesgruben. Die besiedelten Habitats sind meist entweder südexponiert oder eben, nur schwach geneigt, mittelgroß und schlecht verknüpft. Fast alle besiedelten Patches werden aktuell nicht genutzt, liegen also entweder brach oder werden in mehrjährigen Abständen gemulcht. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch geringe Anteile an Strauchschichten sowie hohe Deckungsgrade von Kraut- und Streuschichten bei niedrigen Offenbodenanteilen aus. Die Besonnungsdauer ist durchschnittlich.

Schwäbische Alb: Der Bezugsraum Schwäbische Alb stellt das wichtigste Verbreitungszentrum von *E. medusa* in Baden-Württemberg dar. Hier bildet die Art Metapopulationen aus, die sowohl auf Halbtrockenrasen und deren Brachen als auch auf extensiv bewirtschafteten Wiesen siedeln. Die besiedelten Habitats sind mittelgroß, mäßig gut verknüpft und liegen häufig eben. Sie werden entweder schafbeweidet, liegen brach oder werden einmal jährlich gemäht. Die Mikrohabitate sind geprägt von durchweg geringen Anteilen an Strauchschichten, Kraut- und Streuschichtdeckungsgraden sowie Wirtspflanzenvorkommen.

Tauberland: Der Bezugsraum Tauberland beherbergt trotz eines gut verknüpften Netzes aus großflächigen gut geeigneten Habitats nur noch wenige und individuenarme Populationen von *E. medusa*. Die Art besiedelt hier bevorzugt Halbtrockenrasen und deren Brachen, jedoch auch magere, eher frische Wiesen. Die besiedelten Habitats sind mittelgroß, mäßig gut verknüpft, mehrheitlich südwest- bis westexponiert und häufig sehr steil. Die Larvalhabitate befinden sich dagegen regelmäßig am Grund der Hänge und sind deshalb oft kaum hanggeneigt. Die Halbtrockenrasen liegen häufig brach, während die Wiesen extensiv genutzt werden. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch recht hohe Anteile von Kraut-, Moos- und Streuschichten bei ebenfalls hohen Offenbodenanteilen aus. Die Deckungsgrade der Strauchschichten und der Wirtspflanzen sind als durchschnittlich zu werten. Die Sonnenscheindauer ist in besiedelten Habitats durchschnittlich, allgemein jedoch hoch.

Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitats: Insgesamt konnte in Baden-Württemberg in 17 Fällen die Eiablage, schlüpfende Falter oder Larvalstadien beobachtet werden. Die bevorzugte Wirtspflanze ist hier eindeutig der Schafschwingel (*Festuca ovina*). Eiablagestellen und Larvalhabitate gleichen sich weitgehend in den verschiedenen Regionen Baden-Württembergs. *E. medusa* bevorzugt eindeutig magere und streureiche Brachebereiche, die sich häufig am Rande extensiv genutzter Flächen oder entlang von Säumen und Böschungen befinden. Seltener werden einzelne Eier auch an schütterten Stellen inmitten genutzter Bereiche (Weiden und Wiesen) abgelegt. Die Larvalhabitate liegen häufig eben und weisen hohe Deckungsgrade der Kraut- und Streuschicht sowie der Wirtspflanzen auf. Das weitgehende Fehlen höherer Baum- und Strauchschichten ermöglicht eine lange potentielle Besonnungsdauer und damit einhergehend eine gewisse Wärmegunst. Einer Austrocknung wirken die hohen Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschichten entgegen, die ein feucht-frisches Milieu entstehen lassen. In wärmeren Regionen werden mikroklimatisch kühlere Habitats bevorzugt.

Klimakammerversuche zum Einfluss winterlicher Temperaturen auf die Larvalstadien: Die Mortalitätsraten der Larvalstadien waren unter wechselhaften Bedingungen und im Szenario ohne Streuschicht im Vergleich zur Kontrolle signifikant erhöht. Keine signifikant erhöhte Mortalität zeigten die Larven unter dem Regime des konstant warmen Winters. Nach der Überwinterung bis zum Schlupf der Falter war die Mortalität der Larven in allen drei Szenarien im Vergleich zur Kontrolle signifikant erhöht. Die Larvengewichte blieben in der Kontrolle über den Winter fast konstant, eine starke Gewichtszunahme erfolgte dagegen in wechselhaften und im warmen Szenario. Gewichtsabnahmen konnten im Regime ohne Streuschicht festgestellt werden.

Analyse von Klimaparametern: Die Klimaerwärmung konnte auch anhand der verwendeten Daten für Baden-Württemberg eindeutig belegt werden. Mit Ausnahme des Parameters „Jahresamplitude“ zeigten alle anderen Klimaparameter eine signifikante Bevorzugung kühler, kontinental geprägter Regionen durch *E. medusa* an. Selbst in den einzelnen Bezugsräumen werden lokalklimatisch kühlere Teilräume besiedelt. Signifikant belegt ist dies für das Albvorland, für Kraichgau und Neckarbecken sowie für die Schwäbische Alb.

Komplexe statistische Analysen: Unter Berücksichtigung von Klima- und Habitatparametern sind nach Durchführung der binären logistischen Regression und der Diskriminanzanalyse die Parameter „Tage mit Schneedecke“, „Deckungsgrad der Streuschicht“, „Deckungsgrad der Wirtspflanzen“, „Biototyp“, „Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode“, „Konnektivität“ und „Flächengröße“ die entscheidenden Faktoren für ein Vorkommen von *E. medusa*. Es handelt sich somit um zwei Klima- und fünf Habitatparameter. Mithilfe der Hauptkomponentenanalyse konnten zwei Hauptkomponenten identifiziert werden, die die von *E. medusa* besiedelten Habitate am besten beschreiben. Die erste Hauptkomponente bilden verschiedene Klimaparameter, die zweite mikrostrukturelle Habitatparameter.

Habitatqualität: Habitatqualität und Lebensraumqualität wurden anhand von Klima- und Habitatparametern mithilfe der Faktorladungen aus der Diskriminanzanalyse berechnet. Besiedelte Habitate weisen eine signifikant erhöhte Habitatqualität auf. Sieben Habitatparameter beschreiben die Ansprüche von *E. medusa* an ihren Lebensraum am besten. Sehr gut geeignete Habitate finden sich verteilt über alle Bezugsräume, beispielsweise im Tauberland, in den Oberen Gäuen, in Oberschwaben oder auf der Schwäbischen Alb.

Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern: Die Lebensraumqualität lässt sich anhand von drei Klima- und vier Habitatparametern am besten beschreiben. Besiedelte Habitate weisen eine signifikant erhöhte Lebensraumqualität auf. Unter diesen Bedingungen geeignete Habitate existieren fast ausschließlich auf der Schwäbischen Alb, in Einzelfällen auch in Oberschwaben, in den Oberen Gäuen und im Albvorland. Die Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern beschreibt die aktuelle Verbreitungssituation deutlich besser als die Habitatqualität.

E. aethiops

Verbreitung: Für *E. aethiops* ist ebenfalls ein Rückgang in warmen und atlantisch geprägten Regionen zu verzeichnen, z.B. in Großbritannien, Frankreich, Belgien oder Luxemburg. In Deutschland sind die Populationen in der Mitte und im Norden des Landes vom Aussterben bedroht (Nordrhein-Westfalen, Rheinland-Pfalz, Saarland) oder bereits erloschen (Brandenburg, Mecklenburg-Vorpommern). Deutlich günstiger ist die Situation im Süden Deutschlands und in den Mittelgebirgslagen des übrigen Landes.

Phänologie: Nach Analyse des Datenarchivs hat es im Zeitraum von 1990-2012 im Vergleich zur Zeit vor 1990 keine signifikanten Verschiebungen in der Phänologie der Art gegeben.

Arealregression in Baden-Württemberg: *E. aethiops* war ehemals weit in Baden-Württemberg verbreitet. Verbreitungslücken stellten der Schwarzwald, die mittlere Oberrheinebene und Teile des Neckarbeckens dar. Regional setzte die Arealregression schon relativ früh (vor 1960) am nördlichen Oberrhein, im Kraichgau und am Bodensee ein. Dieser Trend setzte sich in den kommenden Jahrzehnten mit dem Erlöschen der Populationen im Kraichgau und im Neckarbecken fort. Bis zum Jahr 2000 waren die Vorkommen am Kaiserstuhl erloschen und die des Albvorlandes, der Keuperwaldberge, der Kocher-Jagst-Region und Oberschwabens stark reduziert. Heutzutage ist *E. aethiops* nach eigenen Kartierungen und Auswertung des Datenarchivs noch in Restpopulationen am subkontinental geprägten südlichen Oberrhein, in den Keuperwaldbergen, im Albvorland und in Oberschwaben anzutreffen. Kleinere

Metapopulationen existieren im Tauberland und in den Oberen Gäuen. Der Verbreitungsschwerpunkt ist eindeutig die Schwäbische Alb bis zur Baar-Alb.

Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche von *E. aethiops* in Baden-Württemberg (Ergebnisse der Auswertung der im Rahmen der Dissertation aufgenommenen Parameter):

Geographie und Klima: Besetzte *Patches* liegen durchschnittlich in größeren Höhenlagen, sind stärker hanggeneigt und einer signifikant höheren potentiellen Besonnungsdauer ausgesetzt als unbesetzte, wobei dies naturräumlich sehr unterschiedlich ist (siehe unten). Die Habitate sind häufig südexponiert.

Mikrohabitat: Bevorzugt besiedelt werden strukturreiche Waldsäume, lichte Wälder und versaumte Halbtrockenrasen. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch eine niedrigwüchsige Krautschicht und signifikant erhöhte Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschichten aus. Dagegen sind die Deckungsgrade niedriger Strauchschichten und die Anteile von Offenbodenstellen signifikant verringert. Die Deckungsgrade von *Brachypodium pinnatum* sind in besiedelten *Patches* höchst signifikant erhöht, die von *Calamagrostis epigejos*, *Brachypodium sylvaticum* und *Molinia* spp. signifikant verringert.

Albvorland: Im Albvorland ist nur ein besiedeltes Habitat im Schönbuch bekannt geworden. Es handelt sich um eine ehemals militärisch genutzte Offenfläche im Wald. Bestandsbildend sind die Streubildner *C. epigejos* und *M. caerulea*. Eichenaufforstungen und Kiefernanflug sorgen für mikroklimatisch günstige, feucht-frische Bedingungen, gefährden jedoch auch den Fortbestand der Population durch zunehmenden Sukzessionsdruck. Ohne Pflegemaßnahmen wird dieses wahrscheinlich letzte Vorkommen im Naturraum Schönbuch und Glemswald in wenigen Jahren erlöschen.

Obere Gäue: Bei den Oberen Gäuen handelt es sich um einen im Nordteil (Heckengäu) nicht bis nur dünn besiedelten Bezugsraum. Mehrere, meist individuenarme Populationen existieren im Raum Horb a. N. und Nagold. Bei Gültlingen überdauert die am weitesten nordöstlich gelegene Population, die ebenfalls nur noch aus wenigen Individuen besteht. Vorkommen von *E. aethiops* finden sich häufig im Übergangsbereich von versaumten Halbtrockenrasen zu lichten Kiefernwäldern mit ausgeprägten, strukturreichen Saumbereichen. Die meist eher kleinflächigen, gut verknüpften und stark geneigten Habitate sind häufig südexponiert und liegen brach oder werden mit Schafen extensiv beweidet.

Die besiedelten Mikrohabitate zeichnen sich durch niedrige Deckungsgrade von Kraut- und Streuschichten bei erhöhten Moosschicht- und Offenbodenanteilen aus. Die dominierende Wirtspflanze ist eindeutig *B. pinnatum*. Die durchschnittliche potentielle Besonnungsdauer der Habitate ist mit 8,2 h sehr hoch.

Oberschwaben: Im Bezugsraum Oberschwaben ist *E. aethiops* mittlerweile nur noch sehr selten anzutreffen. Die Art konnte in drei unterschiedlichen Naturräumen nachgewiesen werden. Im Unteren Illertal besiedelt sie lichte Laubmischwälder und Brennen der Illertalaue, im Westallgäuer Hügelland Kahlschläge und offene Hangbereiche des Argentals und auf der Adelegg die eher lichten Bereiche der Tobeleinschnitte. Die besiedelten Habitate sind meist recht großflächig, schlecht verknüpft und eben oder südexponiert. Eine Nutzung außerhalb der forstlichen (gelegentlicher Holzaustrag) ist nicht erkennbar.

Aufgrund ihrer Lage innerhalb der Wälder zeichnen sich die Habitate durch hohe Deckungsgrade der Baumschichten und höherer Strauchschichten aus. Die Mikrohabitate verfügen über niedrige Deckungsgrade von Kraut- und Streuschichten bei hohen Moosschicht- und Offenbodenanteilen.

Bei der Wirtspflanzennutzung muss nach Naturräumen differenziert werden. So wird sehr wahrscheinlich sowohl im Westallgäuer Hügelland als auch auf der Adelegg auf sehr streuarmem Untergrund *B. sylvaticum* genutzt. Dagegen ist im Unteren Illertal *B. pinnatum* dominant, die streureichen Gräserfazies werden dort zusätzlich von *M. caerulea* und *C. epigejos* gebildet.

Die Zahl der Sonnenstunden im Juni ist in Oberschwaben vor allem aufgrund der schattigen Habitate auf der Adelegg sehr niedrig.

Schwäbische Alb: Auf der Schwäbischen Alb ist *E. aethiops* weit verbreitet und an geeigneten Standorten individuenreich anzutreffen. Besiedelt werden häufig großflächige Komplexe aus Halbtrockenrasen, äußeren und inneren Waldrändern sowie lichten Kiefernwäldern, die gut verknüpft und meist eben bis leicht südexponiert sind. Im Gegensatz zu anderen Bezugsräumen ist die Art hier auch regelmäßig auf Sturmwurfflächen anzutreffen. Die Habitate sind für gewöhnlich ungenutzt (bis auf mehrjährige Mulchmahd unter Hochstromleitungstrassen), manche Halbtrockenrasen werden extensiv

schaftbeweidet.

Die Mikrohabitate zeichnen sich durch geringe Deckungsgrade der Baumschichten und Strauchschichten aus. Die Anteile an Kraut-, Moos- und Streuschichten sowie an Offenboden sind jeweils durchschnittlich. Die dominante Wirtspflanze ist eindeutig *B. pinnatum*. Die Anzahl potentieller Sonnenstunden liegt im oberen Bereich.

Tauberland: Im Tauberland ist *E. aethiops* zerstreut verbreitet und tritt meist in individuenarmen Populationen auf. Die Art nutzt hier die Übergangsbereiche von strukturreichen äußeren Waldsäumen hin zum lichten Kiefernwald. Zur Nektaraufnahme fliegt sie auch auf den angrenzenden Halbtrockenrasen. Die recht großflächigen, mäßig gut verknüpften Habitate sind häufig sehr steil und süd- bis südostexponiert. Eine Nutzung war nur in Einzelfällen erkennbar, meist liegen die Flächen brach. Die Mikrohabitate sind geprägt von hohen Deckungsgraden der Baum- und höheren Strauchschichten sowie der Kraut-, Moos- und Streuschichten bei geringen Offenbodenanteilen. Die dominante Wirtspflanze ist *B. pinnatum*, an einzelnen Standorten könnte auch *M. caerulea* eine Rolle spielen.

Die Anzahl der Sonnenstunden ist durchschnittlich, liegt jedoch signifikant unter der unbesiedelter Habitate.

Südliche Oberrheinebene: Im Naturraum Markgräfler Rheinebene besiedelt *E. aethiops* mittelwaldartig gepflegte Wälder und lichte Kiefernwälder in der durch die Tulla'sche Rheinkorrektur entstandenen Trockenaue. Die großflächigen, gut verknüpften und eben liegenden Wälder werden in mehrjährigem Turnus nach traditioneller Art der Mittelwaldnutzung aufgelichtet. Die Mikrohabitate weisen hohe Deckungsgrade der Baum-, Kraut- und Streuschicht auf. Die bevorzugte Wirtspflanze ist *B. pinnatum*.

Keuperwaldberge: Im Naturraum Schwäbisch-Fränkische Waldberge existiert bei Schwäbisch Hall ein weiteres mittlerweile wahrscheinlich komplett isoliertes, individuenreiches Vorkommen von *E. aethiops*. Ähnlich wie im Albvorland besiedelt auch diese Population einen ehemaligen Truppenübungsplatz, der heute als Bannwald ausgewiesen ist. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch niedrige Deckungsgrade der Baum- und Strauchschichten bei sehr hohen Anteilen der Kraut- und Streuschicht aus. Die häufigste potentielle Wirtspflanze im Gebiet ist *C. epigejos*, jedoch sind auch *M. caerulea* und *B. pinnatum* gut vertreten. Durch die Ausweisung als Bannwald, die jegliche Nutzung im Habitate untersagt, ist sowohl das Vorkommen von *E. aethiops* als auch das der syntop auftretenden FFH-Art Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*) akut durch Sukzession gefährdet.

Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitate: Im Laufe der Untersuchungen konnte die Eiablage an *B. pinnatum* und an *M. caerulea* beobachtet werden. Die Nutzung weiterer Wirtspflanzen (*B. sylvaticum*, *C. epigejos*) ist ebenfalls belegt. Es existieren jedoch regional deutliche Unterschiede in der Bevorzugung der einzelnen Wirtspflanzen. Auf den kalkreichen Böden der Schwäbischen Alb, des Tauberlandes und des südlichen Oberrheins wird *B. pinnatum* bevorzugt, regional (Tauberland, Albvorland, Oberschwaben) spielt auch *M. caerulea* eine Rolle. *B. sylvaticum* ist abundant an den Flugstellen im südöstlichen Oberschwaben und auf der Adelegg vertreten.

Die Larvalhabitate liegen in den Übergangsbereichen vom Wald zum Offenland oder in lichten Waldbereichen. Neben einer ausreichenden Besonnung sind vor allem hohe Deckungsgrade von Moos- und Streuschichten wichtig. Die teilweise beschattenden Baum- und Strauchschichten tragen zusammen mit den hohen Deckungsgraden von Kraut-, Moos- und Streuschichten zu einem frisch-feuchten Milieu bei, das einerseits der Besonnung ausgesetzt ist, andererseits auch als Feuchtigkeitsspeicher dient. Je wärmer oder atlantisch geprägter der Bezugsraum ist, desto mehr ist *E. aethiops* auf das Vorhandensein feucht-frischer Mikroklimare angewiesen.

Analyse von Klimaparametern: Eine Präferenz für kühle, kontinental geprägte Regionen ist auch für *E. aethiops* eindeutig nachweisbar. Für Habitate in Oberschwaben ist die Bevorzugung kühlerer Lokalklimare signifikant belegbar.

Komplexe statistische Analysen: Unter Berücksichtigung von Klima- und Habitatparametern sind nach Durchführung der binären logistischen Regression und der Diskriminanzanalyse die Parameter „Deckungsgrad von *B. pinnatum*“, „Deckungsgrad der Streuschicht“, „Deckungsgrad der Mooschicht“, und „Anzahl der Eistage“ die entscheidenden Faktoren für ein Vorkommen von *E. aethiops*. Es handelt sich somit um einen Klima- und drei Habitatparameter. Mithilfe der Hauptkomponentenanalyse konnten zwei Hauptkomponenten identifiziert werden, die die von *E. aethiops* besiedelten Habitate am besten

beschreiben. Die erste Hauptkomponente bilden verschiedene Klimaparameter, die zweite mikrostrukturelle Habitatparameter.

Habitatqualität: Besiedelte Habitate weisen eine signifikant erhöhte Habitatqualität auf. Sechs Habitatparameter (Deckungsgrade der Moosschicht, Streuschicht, von *B. pinnatum*, von *M. caerulea* und niedriger Strauchschichten und die Höhe der Krautschicht) beschreiben die Ansprüche von *E. aethiops* an ihren Lebensraum am besten. Sehr gut geeignete Habitate finden sich vor allem auf der Schwäbischen Alb, aber auch im Tauberland, in den Oberen Gäuen und in Oberschwaben.

Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern: Die Lebensraumqualität lässt sich anhand von zwei Klima- und sechs Habitatparametern (Anzahl der Eistage, Höhenlage, Deckungsgrade der Moosschicht, der Streuschicht, von *B. pinnatum*, von *M. caerulea*, niedriger Strauchschichten und die Höhe der Krautschicht) am besten beschreiben. Besiedelte Habitate weisen eine signifikant erhöhte Lebensraumqualität auf. Unter diesen Bedingungen geeignete Habitate existieren fast ausschließlich auf der Schwäbischen Alb, in Einzelfällen auch in Oberschwaben und in den Oberen Gäuen. Die Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern beschreibt die aktuelle Verbreitungssituation deutlich besser als die Habitatqualität.

E. ligea

Verbreitung: Die Vorkommen von *E. ligea* sind in Europa in den tiefen Lagen der gemäßigten Zone rückläufig, z.B. in Belgien, in Frankreich, in der Schweiz oder in Österreich. In Deutschland kam die Art bereits historisch nicht in Norddeutschland und ist im Bundesgebiet komplett auf Mittelgebirgslagen beschränkt. Rückgänge in tieferen Lagen werden aus vielen Bundesländern gemeldet, so z.B. aus Niedersachsen, Sachsen, Thüringen, Hessen oder Rheinland-Pfalz.

Phänologie: Nach Analyse des Datenarchivs hat sich die Flugzeit von *E. ligea* im Zeitraum von 1990-2012 im Vergleich zur Zeit vor 1990 signifikant um etwa zwei Wochen nach vorne verlagert. Nachweise sind nun regelmäßig bereits ab Mitte Juni möglich. *E. ligea* ist in ungeraden Jahren im Vergleich zu geraden Jahren etwa um den Faktor 4 häufiger anzutreffen. In manchen Regionen (z.B. Albvorland) sind ausschließlich Nachweise aus geraden Jahren bekannt geworden. Dies ist auf den zweijährigen Entwicklungszyklus dieser Art zurückzuführen.

Arealregression in Baden-Württemberg: *E. ligea* fehlte bereits historisch in der kompletten nördlichen Landeshälfte und in der Oberrheinebene. Verbreitungszentren waren der Schwarzwald und die Schwäbische Alb. Der Rückgang der Art setzte bereits vor 1960 ein und betraf zu dieser Zeit vor allem den nördlichen Schwarzwald. Bis zum Beginn der 1980er-Jahre waren die Populationen im Nordschwarzwald erloschen. In tieferen Lagen (Albvorland, Nordteil der Oberen Gäue, Oberschwaben) setzte ein schleichender Rückgang ein. Bis zum Jahr 2000 waren die Populationen im Albvorland und im Nordteil der Oberen Gäue erloschen und die Vorkommen in Oberschwaben auf isolierte Reste reduziert. Auch am Albtrauf und auf der östlichen Albhochfläche setzte eine Arealregression ein. Aktuell kann *E. ligea* nach eigenen Kartierungen und Auswertung des Datenarchivs in Oberschwaben außerhalb der Adelegg nicht mehr bestätigt werden. Die Rückzug der Art in die höchsten und kühlest Lagen der Schwäbischen Alb setzt sich fort. Baden-württembergisches Verbreitungszentrum ist momentan der Südschwarzwald.

Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche von *E. ligea* in Baden-Württemberg (Ergebnisse der Auswertung der im Rahmen der Dissertation aufgenommenen Parameter):

Geographie und Klima: Besiedelte Habitate liegen in größerer Höhenlage und sind einer signifikant kürzeren potentiellen Besonnungsdauer ausgesetzt als unbesiedelte.

Mikrohabitat: *E. ligea* besiedelt bevorzugt strukturreiche Saumbereiche in der Übergangszone vom Wald zum Offenland, Waldinnensäume, lichte Waldbereiche und luftfeuchte Taleinschnitte (z.B. Tobel). Die Mikrohabitate besiedelter Habitate weisen signifikant geringere Krautschicht-Höhen sowie geringere Deckungsgrade von niedrigen Strauchschichten und der Streuschicht auf. Signifikant erhöht sind dagegen die Deckungsgrade höherer Baumschichten sowie der Kraut- und Moosschichten. Die Vorkommen der (potentiellen) Wirtspflanzen aus den Gattungen *Carex* und *Luzula* sind in besiedelten Habitaten signifikant erhöht, die von *C. epigejos*, *B. sylvaticum* und *Molinia* spp. signifikant verringert.

Albvorland: Bevorzugt wurden tief eingeschnittene, kühl-feuchte Täler des Schönbuchs sowie luftfeuchte

Offenstellen, aber auch lichte Pfeifengras-Kiefernwälder, in denen die Art bis Mitte der 1990er-Jahre auftrat, wurden besiedelt. Die in fast allen Fällen eben liegenden Habitate sind großflächig und gut miteinander verknüpft. Die Habitate sind auch heutzutage noch in naturnahem Zustand erhalten und entsprechende Wirtspflanzen (*B. pinnatum*, *L. sylvatica*) vorhanden.

Obere Gäue: Im Nordteil der Oberen Gäue, wo *E. ligea* ebenfalls letztmalig Mitte der 1990er-Jahre nachgewiesen werden konnte, wurden drei ehemalige Habitate in die Untersuchungen einbezogen. Es handelt sich dabei um zwei versaumte Halbtrockenrasen mit strukturreichen Waldrändern und lichten Kiefernwäldern sowie um ein lichtetes Laubmischwaldgebiet. Die großflächigen, mäßig gut verknüpften Habitate liegen entweder eben oder in leichter Südexposition. Strukturell scheinen auch diese Habitate heute noch für *E. ligea* geeignet, die geringen Deckungsgrade der Streuschicht und der hohe Wert der Sonneneinstrahlung weisen jedoch darauf hin, dass die Habitate möglicherweise aufgrund ihres xerothermen Charakters eher ungünstig sind.

Oberschwaben: *E. ligea* ist in Oberschwaben mittlerweile sehr selten und nur noch in zwei Naturräumen (Unteres Illertal und Adelegg) verbreitet.

Das großflächige und eben gelegene Waldgebiet im Unteren Illertal liegt stark isoliert. Es zeichnet sich durch sehr strukturreiche und lichte Waldsysteme aus, die extrem gräser- und dementsprechend auch streureich sind. Als Wirtspflanze kommt vor allem *B. pinnatum* in Frage, jedoch ist auch *M. caerulea* weit verbreitet. Neben *E. ligea*, die hier sehr häufig ist, sind auch *E. aethiops* sowie der vom Aussterben bedrohte Gelbringfalter (*Lopinga achine*) anzutreffen. Die lichte Struktur des Waldgebiets ist unbedingt mit entsprechenden forstwirtschaftlichen Maßnahmen zu erhalten.

Auf der Adelegg werden ganz im Gegensatz zum Unteren Illertal viele kleinflächige, aber gut untereinander verknüpfte Habitate besiedelt. Hierbei handelt es sich meist um luftfeuchte Tobeleinschnitte, aber auch um weitläufige, offene Täler und Freiflächen innerhalb der Wälder. Die von Laubmischwald umgebenen Tobel weisen eine hohe Deckung durch höhere Baumschichten und eine fast komplett fehlende Streuschicht auf. Die dortige potentielle Wirtspflanzen-Gattung *Luzula* ist weit verbreitet und tritt an den Tobelhängen im lichten Waldesinnern abundant auf. Aufgrund ihrer Höhenlage von etwa 700 bis über 1000 m NN und ihrer Lage im äußersten Südosten Baden-Württembergs ist die Adelegg klimatisch für boreo-montane Arten sehr günstig.

Schwäbische Alb: Im Bezugsraum Schwäbische Alb ist *E. ligea* weit verbreitet und regelmäßig, jedoch im Gegensatz zu *E. aethiops* keinesfalls häufig oder gar massenhaft anzutreffen. Die Art besiedelt hier versaumte Halbtrockenrasen, innere und äußere Waldränder, Sturmwurfflächen und lichte Kiefernwälder. Die genannten Habitattypen bilden häufig Lebensraumkomplexe und sind über Korridore (Waldsäume, Waldwege) miteinander verknüpft. Die Flächengröße der besiedelten Habitate ist sehr unterschiedlich, im Durchschnitt sind die *Patches* jedoch großflächig und gut miteinander verknüpft. Seltener als in anderen Bezugsräumen liegen die Habitate eben und weisen eine durchschnittliche (Süd-)Hangneigung von immerhin 12,2 % auf. Knapp zwei Drittel der besiedelten Habitate unterliegen keiner regelmäßigen Nutzung, ein Drittel wird (schaf-)beweidet. Im Gegensatz zu den Mikrohabitaten Oberschwabens und des Schwarzwaldes weisen die der Schwäbischen Alb geringe Überschirmungsgrade durch höhere Baumschichten, jedoch hohe Streuschicht-Anteile auf. Auch die durchschnittliche potentielle Sonnenscheindauer im Juni ist stark erhöht (7,8 h). Die dominant auftretende Wirtspflanze ist *B. pinnatum*, regional könnten auch *M. caerulea* oder *Luzula* spp. eine Rolle spielen.

Schwarzwald: Der sehr großflächige Bezugsraum Schwarzwald wurde nur stichprobenhaft in ehemals bekannten Habitaten im Nordschwarzwald sowie an geeignet erscheinenden Stellen im Südschwarzwald untersucht. *E. ligea* ist aktuell auf den südlichen Teil des Schwarzwaldes beschränkt und im Nordschwarzwald ausgestorben. Der Südschwarzwald stellt das Verbreitungszentrum von *E. ligea* in Baden-Württemberg dar, hier kann die Art flächendeckend und regional häufig angetroffen werden. Bei den besiedelten Habitaten handelt es sich häufig um äußere Waldsäume, die aufgrund ihrer linienartigen Struktur nur schwer abgrenzbar sind; so ergibt sich viel eher ein Netzwerk aus besiedelbaren Korridoren, die gut untereinander verknüpft, jedoch für sich gesehen eher kleinflächig sind. Die Habitate können sowohl eben als auch hanggeneigt liegen. Alle besiedelten *Patches* unterliegen keiner regelmäßigen landwirtschaftlichen Nutzung und können als Brachen gelten.

Die Mikrohabitate zeichnen sich durch recht hohe Deckungsgrade der Baumschichten und sehr geringe

Deckungsgrade der Streuschicht aus, während Kraut- und Moosschichten im Durchschnitt liegen. Die durchschnittliche Sonnenscheindauer liegt bei nur 6,1 h. Als Wirtspflanzen werden *L. sylvatica* und möglicherweise noch andere Arten aus der Gattung *Luzula* genutzt, was durch Eiablage-Beobachtungen in der Literatur belegt ist. *B. pinnatum* und *Molinia* spp. konnten an den Fundorten im Schwarzwald nicht nachgewiesen werden.

Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitate: Eiablage-Beobachtungen von *E. ligea* waren bisher aus Baden-Württemberg noch unbekannt. Im Laufe der Untersuchungen konnte die Eiablage von *E. ligea* in zwei Fällen beobachtet werden: Im Südschwarzwald konnte die Eiablage an *L. sylvatica* beobachtet werden. Mehrere Weibchen flogen entlang eines blütenreichen, süd- bis ostexponierten Fichtenwaldsaum, der in den wechselschattigen Bereichen stellenweise dicht mit der Wirtspflanze bestanden war. Ein Weibchen ließ sich kurz in einen Dominanz-Bestand von *L. sylvatica* nieder und legte ein Ei an einen vertrockneten Halm der Wirtspflanze. Das Eiablagehabitat zeichnet sich durch seine Einnischung im hintersten, ostexponierten Winkel des Waldsaum aus. Deshalb erhält der wechselschattige Bereich (65 % Baumdeckung) durchschnittlich nur 6 h Sonne im Juni. Die Krautschicht ist als recht lückig zu bezeichnen, eine Streuschicht ist kaum ausgebildet, wodurch viel Raum für Offenboden (Rohboden) entsteht. Die Wirtspflanze *L. sylvatica* ist dominant vertreten.

Auf der Schwäbischen Alb konnte die Eiablage an *B. pinnatum* beobachtet werden. Auch hier hielten sich zahlreiche Falter am blüten- und gräserreichen Wald- und Wegrandsaum auf und flogen in unregelmäßigen Abständen in die lichten Waldbereiche hinein. Ein Weibchen ließ sich bis in diese Lichtwaldbereiche hinein verfolgen und setzte sich in eine streureiche, hauptsächlich von *B. pinnatum* geprägte Gräserfazies. Hier lief es einige Zeit herum, um dann ein Ei an den mehr basalen Bereich eines diesjährigen Blattes der Fiederzwenke zu legen. Der lichte (25 % Baumdeckung), eben liegende Waldsaum erhält durchschnittlich 8,0 h Sonne. Das Mikrohabitat zeichnet sich durch hohe Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschicht aus und ähnelt damit den Larvalhabitaten von *E. aethiops*. Die Wirtspflanze *B. pinnatum* ist dominant vertreten.

Analyse von Klimaparametern: Eine Präferenz für kühle, kontinental geprägte Regionen ist für *E. ligea* eindeutig nachweisbar. Besiedelte Habitate in Oberschwaben und im Schwarzwald sind signifikant kühler als unbesiedelte.

Komplexe statistische Analysen: Unter Berücksichtigung von Klima- und Habitatparametern sind nach Durchführung der binären logistischen Regression und der Diskriminanzanalyse die Parameter „Niederschlagsmenge in der Vegetationsperiode“, „Jahresmitteltemperatur“, „Höhenlage“ und „potentielle Sonnenscheindauer im Juni“ die entscheidenden Faktoren für ein Vorkommen von *E. ligea*. Es handelt sich somit um drei Klima- und einen Habitatparameter. Mithilfe der Hauptkomponentenanalyse konnten zwei Hauptkomponenten identifiziert werden, die die von *E. ligea* besiedelten Habitate am besten beschreiben. Die erste Hauptkomponente bilden verschiedene Klimaparameter, die zweite mikrostrukturelle Habitatparameter.

Habitatqualität: Besiedelte Habitate weisen eine signifikant erhöhte Habitatqualität auf. Vier Habitatparameter (Deckungsgrade von *Luzula* spp., der Moosschicht und der Krautschicht, potentielle Sonnenscheindauer im Juni) beschreiben die Ansprüche von *E. ligea* an ihren Lebensraum am besten. Gut geeignete Habitate finden sich über alle Regionen verteilt und sind selbst in historisch nicht besiedelten Bezugsräumen (z.B. Tauberland) zu finden.

Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern: Die Lebensraumqualität lässt sich anhand von vier Klima- und vier Habitatparametern (Jahresmitteltemperatur, Mitteltemperatur im Januar, Niederschlagssumme in der Vegetationsperiode, Höhenlage, Deckungsgrade von *Luzula* spp., von *B. sylvaticum* und der Moosschicht, potentielle Sonnenscheindauer im Juni) am besten beschreiben. Besiedelte Habitate weisen eine signifikant erhöhte Lebensraumqualität auf. Unter diesen Bedingungen geeignete Habitate existieren vor allem in Oberschwaben (Adelegg) und im Schwarzwald, teilweise auch auf der Schwäbischen Alb. Die Lebensraumqualität beschreibt die aktuelle Verbreitungssituation von *E. ligea* mit Ausnahme des Nordschwarzwaldes sehr gut.

Diskussion

E. medusa

Arealdynamik (Hypothese 1): Der Rückgang von *E. medusa* in weiten Teilen Europas, in den atlantisch geprägten oder warmen Regionen Deutschlands und Baden-Württembergs ist belegbar. In Baden-Württemberg existieren große Unterschiede zwischen den Bezugsräumen bezüglich struktureller und klimatischer Eignung. Der Rückgang der Art ist jedoch nur teilweise mit sich verschlechternden Lebensraumbedingungen zu erklären und macht den Einfluss einer klimatischen Komponente wahrscheinlich.

Metapopulationsdynamik (Hypothese 2): Die Konnektivität wurde als wesentlicher Faktor für die Ausbildung von Metapopulationen von *E. medusa* mithilfe komplexer Analysemethoden identifiziert. Die Art kann als relativ ausbreitungs- und flugschwach gelten, weshalb sie auf ein Verbundnetz geeigneter Habitate angewiesen ist.

Habitatpräferenzen (Hypothese 3): *E. medusa* ist zur Entwicklung der Präimaginalstadien auf ein frisch-feuchtes und gleichzeitig warmes Mikroklima angewiesen. Dieses wird durch eine Kombination aus hohen Deckungsgraden mikrostruktureller Parameter (Kraut-, Moos- und Streuschicht), die durch eine sehr extensive bzw. fehlende Nutzung (Schafbeweidung, Brache) bedingt sind und entsprechende Expositionen und Inklinationen (häufig leichte Südhangneigung) erreicht. Generell existiert ein deutlicher Trend zur Besiedlung ungenutzter, versaumter, mikroklimatisch günstiger und stark eingenischter Standorte in warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen.

Einfluss der Winterkälte (Hypothese 4): Warme und wechselhafte Winterbedingungen führen zu einer signifikant erhöhten Mortalität der Larvalstadien sowohl während der Überwinterung als auch im darauffolgenden Frühjahr. Die Gründe für die angestiegene Mortalität sind wahrscheinlich in einer erhöhten Erkrankungs- und Verpilzungsrate zu suchen und nicht, wie zuerst vermutet, im Nahrungsmangel aufgrund erhöhter Stoffwechselaktivität. Darauf weist das steigende Körpergewicht der unter Wechseltemperaturbedingungen gehaltenen Larven hin. Die Streuschicht konnte außerdem als überlebenswichtiger Faktor für die Präimaginalstadien während der Überwinterung identifiziert werden.

Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen (Hypothese 5): *E. medusa* reagiert sehr empfindlich auf eine intensive Nutzung ihrer Habitate. Weder mehrmalige Mahd noch intensive Beweidung werden vertragen. Ein zumindest leichter Saum- oder Brachecharakter ist obligatorisch. Ideal für die Art ist eine extensive Schafbeweidung oder eine maximal jährliche Mulchmahd. Innerhalb der Wälder ist *E. medusa* wahrscheinlich aufgrund der Hochwaldnutzung kaum mehr verbreitet, würde aber von einer Auflichtung der Wälder profitieren.

Rückgangsursachen von *E. medusa*: Der Rückgang von *E. medusa* ist auf eine Kombination von Lebensraumverlusten und Klimaveränderungen zurückzuführen. Die Einflussgrößen dieser beiden Komponenten sind regional verschieden. Atlantisch geprägte Großklimata erhöhen die Stenotopie der Art und die Ansprüche, die *E. medusa* an ihren Lebensraum stellt. Das frisch-feuchte Mikroklima der Larvalhabitate muss gerade in den warmen und atlantisch geprägten Regionen vorhanden sein. Es wird primär durch hohe Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschichten erzeugt. Gerade die Streuschicht fungiert als Isolator und mindert Klimaextreme ab. Hierzu sind nicht nur längere schneefreie Phasen im Winter mit Frost- und Tauereignissen zu rechnen, sondern auch Hitze- und Trockenheitsphasen im Sommer. Der Rückzug von *E. medusa* in montane Lagen ist weniger durch die schleichende Klimaerwärmung bedingt, sondern als Reaktion auf die Zunahme von Klimaextremen zu sehen. Neben dieser klimatischen Komponente spielen Lebensraumveränderungen eine wichtige Rolle. Intensivierung führt ebenso zum Lebensraumverlust wie langjährige Nutzungsaufgabe. Die naturschutzfachlich durchaus wünschenswerte Intensivierung der Schafbeweidung führt regional zum Verlust von Saum- und Brachebereichen, die als Larvalhabitate unabdingbar sind. Atmosphärische Stickstoffdepositionen und Einträge aus umgebender intensiver Landwirtschaft führen zu Eutrophierung und Erhöhung der Sukzessionsgeschwindigkeit.

Regionale Rückgangsursachen: In der Oberrheinebene, im Kraichgau und Neckarbecken, in der Kocher-Jagst-Region sowie im Tauberland ist die Arealregression primär klimatisch bedingt und im Verlust feucht-frischer Mikroklimata zu suchen. Eine Rückkehr von *E. medusa* in die Oberrheinebene ist nicht zu erwarten, das Aussterben der Art in den anderen Bezugsräumen wird innerhalb der nächsten 20 Jahre

erwartet. In den Keuperwaldbergen, im Albvorland und in den Oberen Gäuen sind die Ursachen des Rückgangs von *E. medusa* in einer Kombination aus Klimaveränderungen und Lebensraumverlusten zu suchen. Außerhalb der Baar-Hochmulde wird ein Aussterben der Art innerhalb der nächsten 30 Jahre erwartet. Im Schwarzwald östlich der Wetterscheide und auf der Schwäbischen Alb ist randlich aufgrund von klimatischen Veränderungen mit weiteren Rückgängen zu rechnen, die Populationen in den zentralen Bereichen dürften sich noch über das kommende Jahrhundert hinaus halten. In Oberschwaben ist die Arealregression regional (Hegau, Bodenseebecken) weitgehend klimatisch bedingt, in anderen Bereichen (nördliches Oberschwaben, Westallgäuer Hügelland) jedoch primär auf Lebensraumverluste bzw. auf einen Mangel an geeigneten Habitaten zurückzuführen. Es wird das Aussterben innerhalb der nächsten 50 Jahre prognostiziert. Damit dürfte sich das Verbreitungsgebiet von *E. medusa* bei gleichbleibender Klimaerwärmung innerhalb von 50 Jahren auf die Schwäbische Alb über die Baar bis hin zum südöstlichen Schwarzwald beschränken.

Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von *E. medusa* in Baden-Württemberg: Zum Schutz von *E. medusa* wird die Schaffung eines Verbundnetzes mit Halbtrockenrasen, mageren Böschungen und Brachen mit feucht-frischem Mikroklima empfohlen. Wichtig wäre vor allem die Sicherung der aktuellen Metapopulationen im Tauberland, im Heckengäu und auf der Schwäbischen Alb. Ein Augenmerk sollte gerade auf die naturschutzfachlich häufig vernachlässigten Bracheflächen (z.B. Verkehrsnebenflächen, Böschungen, Industriebrachen) gelegt werden. Weiterhin empfiehlt sich eine extensive Schafbeweidung, soweit sie mit den Naturschutzzielen im jeweiligen Gebiet vereinbar ist und das Prinzip der Rotationsmahd. Die Öffnung der Wälder über traditionelle Bewirtschaftungsmethoden (Nieder- und Mittelwaldnutzung, Waldweide, Kahlschläge) könnte weitere Lebensraumpotentiale erschließen. Es wird empfohlen *E. medusa* in eine Neuauflage der Roten Liste gefährdeter Arten als in Baden-Württemberg gefährdet (RL 3) aufzunehmen.

E. aethiops

Arealdynamik (Hypothese 1): Der Rückgang von *E. aethiops* in weiten Teilen Europas, in den atlantisch geprägten oder warmen Regionen Deutschlands und Baden-Württembergs ist belegbar. In Baden-Württemberg existieren große Unterschiede zwischen den Bezugsräumen bezüglich struktureller und klimatischer Eignung. Der Rückgang der Art ist jedoch nur teilweise mit sich verschlechternden Lebensraumbedingungen zu erklären und macht den Einfluss einer klimatischen Komponente wahrscheinlich.

Metapopulationsdynamik (Hypothese 2): Flächengröße und Konnektivität konnten aufgrund der angewandten Methodik nicht als entscheidende Faktoren für ein Vorkommen von *E. aethiops* identifiziert werden. Die aktuelle Habitatsituation innerhalb der Wälder stellt sich durch das Vorhandensein der Sturmwurfflächen positiver dar als dies vor 20 Jahren der Fall war. Der Lebensraummangel zu dieser Zeit hat jedoch bereits zu weitgehender geographischer und genetischer Isolation der Populationen geführt. *E. aethiops* besitzt einen höheren Flächenanspruch als *E. medusa*, ist aber auch mobiler. Das Vorhandensein breiter und lichter Waldwege und -säume ist entscheidend für den Metapopulationsverbund der Art gerade in größeren Waldgebieten.

Habitatpräferenzen (Hypothese 3): *E. aethiops* ist eine typische Lichtwaldart. Ähnlich wie *E. medusa* benötigen die Larven ebenfalls ein feucht-frisches Mikroklima, das über eine Kombination von Überschirmungsgraden von Baum- und Strauchschichten sowie hohen Deckungsgraden der Kraut-, Moos- und Streuschichten beschreibbar ist. Gleichzeitig ist eine gewisse Wärmegunst zur Entwicklung der Larven notwendig, die durch Exposition, Inklination und geringe Überschirmungsgrade der Baumschichten gewährleistet wird. In warmen Regionen (z.B. Tauberland, südlicher Oberrhein) ist die Abhängigkeit vom feucht-frischen Mikroklima deutlich stärker ausgeprägt als in kalten oder kontinental geprägten Regionen (z.B. Schwäbische Alb, östliches Oberschwaben).

Einfluss der Winterkälte (Hypothese 4): Im Rahmen des Dissertationsprojekts konnten aus Zeitgründen keine Überwinterungsversuche mit Larven von *E. aethiops* durchgeführt werden. Die mikrostrukturellen und -klimatischen Ansprüche der Art ähneln aber denen von *E. medusa*, weshalb davon ausgegangen werden kann, dass *E. aethiops* ähnlich sensibel auf wechselhafte Wintertemperaturen reagieren dürfte.

Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen (Hypothese 5): Mehr noch als *E. medusa* ist *E. aethiops* eine Art der Brachen und Säume. Nur hier ist die Larvalentwicklung möglich, Mahd und intensive Beweidung verhindern dagegen eine erfolgreiche Entwicklung. Gleichzeitig bewirkt jedoch der Sukzessionsdruck eine Verdrängung der Larvalhabitate. Extensive Schafbeweidung und jahrweises Mulchen werden noch am besten vertragen und können helfen die besiedelten Habitate offen zu halten. Ideal sind dagegen historische Waldbewirtschaftungsformen wie Nieder- und Mittelwaldnutzung oder Waldweide.

Rückgangsursachen von *E. aethiops*: *E. aethiops* reagiert ähnlich sensibel und auf gleiche Weise auf die Atlantisierung des Winterklimas wie *E. medusa*. Auch sie findet in Regionen mit wechselhaften Wintern und trocken-warmen Sommern nur noch vereinzelt geeignete Larvalhabitate mit frisch-feuchtem Mikroklima. Der Rückgang von *E. aethiops* ist allerdings stark vom Landnutzungswandel überprägt. Wichtigste Ursache ist hierbei die Abkehr von traditionellen Waldbewirtschaftungsformen wie Waldweide, Nieder- und Mittelwaldnutzung sowie der Verzicht auf Kahlschläge. In Kombination mit erhöhten atmosphärischen Stickstoffeinträgen, die zur Eutrophierung magerer Säume führen, der Entsaumung der Wälder und dem Zuwachsen der Sturmwurf Flächen werden besiedelbare Habitate auf ein Minimum reduziert. Ähnlich wie *E. medusa* scheint auch *E. aethiops* in höheren Lagen weniger anspruchsvoll zu sein und kann deshalb momentan noch an den suboptimalen Standorten im Westallgäuer Hügelland und auf der Adelegg überdauern.

Regionale Rückgangsursachen: Die waldbaulichen Veränderungen haben im ganzen Land dazu geführt, dass *E. aethiops* zurückgegangen ist. In vielen Regionen wird dieser Rückgang durch die Klimaerwärmung beschleunigt. Am südlichen Oberrhein bewirkte die Abhängigkeit von feucht-frischen Mikroklimaten das Aussterben am Kaiserstuhl und die Beschränkung auf wenige geeignete Stellen in der Markgräfler Rheinebene. Hier wird das Aussterben der innerhalb der nächsten 20 Jahre erwartet. Im Kraichgau und Neckarbecken ist das Erlöschen weitgehend auf waldbauliche Veränderungen zurückzuführen, in Einzelfällen ist ein klimatischer Einfluss plausibel. Ein Wiederauftreten der Art in der Region ist äußerst unwahrscheinlich. Der Rückgang im Bau- und Tauberland sowie in der Kocher-Jagst-Region ist aufgrund günstigen Habitatsituation primär klimatisch bedingt. Das Aussterben wird im Tauberland in spätestens 30 Jahren erwartet, die anderen Regionen sind bereits verwaist. In den Keuperwaldbergen und im Albvorland überwiegen wieder meist waldbauliche Veränderungen, eine klimatische Beeinflussung ist aber wahrscheinlich. *E. aethiops* dürfte auch hier über kurz (innerhalb der nächsten zehn Jahre im Albvorland) oder lang (innerhalb der nächsten 30 Jahre in den Keuperwaldbergen) aussterben. Im Nordteil der Oberen Gäue ist ein deutlicher klimatischer Einfluss auf den Rückgang der Art zu erkennen. Hier wird das Aussterben innerhalb der nächsten 20 Jahre prognostiziert. Wesentlich günstiger ist die Situation auf der Baar und im Alb-Wutach-Gebiet. Auch auf der Schwäbischen Alb macht sich die Klimaerwärmung bemerkbar. Die randlichen Populationen am Albtrauf, auf der östlichen Albhochfläche und auf der Hegaualb sind in Zukunft besonders extinktionsgefährdet. In Oberschwaben verursacht wiederum eine Kombination aus Klima- und Lebensraumveränderungen den Rückgang von *E. aethiops*. Ein Erlöschen der wenigen Reliktpopulationen wird bei Beibehaltung der aktuellen Bewirtschaftungsformen innerhalb der nächsten 30 Jahre erwarten. Die Verbreitung von *E. aethiops* würde sich damit in 50 Jahren auf die Schwäbische Alb (Mittlere Albhochfläche bis hin zur Baaralb) beschränken.

Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von *E. aethiops* in Baden-Württemberg: Zum Schutz von *E. aethiops* müssen lichte Wälder und abwechslungsreich gestaltete Wald- und Wegrandsäume geschaffen werden. Die heutigen Vorgaben des naturnahen Waldbaus sind allerdings ungeeignet, um derartige Strukturen zu erhalten bzw. neu zu entwickeln. Die Hochwaldnutzung führt ganz im Gegenteil zu einer Verdunklung der Wälder, die für zahlreiche bereits hochgefährdete Arten problematisch ist. Deshalb wird eine Abkehr von der derzeitigen forstlichen Praxis und ein stärkeres Engagement des amtlichen Naturschutzes im Wald gefordert. Als Argumentationsgrundlage für die Schaffung lichter Wälder beruft sich diese Arbeit auf die Megaherbivoren-Theorie. Notwendig ist die regionale Wiedereinführung von Nieder- und Mittelwaldnutzung oder Waldweide zu Naturschutzzwecken und von zumindest kleinflächigen Kahlschlägen sowie die Entwicklung großzügiger, gestufter äußerer und innerer Waldsäume. Aufgrund der günstigen Bestandssituation von *E. aethiops* auf der Schwäbischen Alb wird

empfohlen, die Art weiterhin als in Baden-Württemberg gefährdet einzustufen.

E. ligea

Arealdynamik (Hypothese 1): Der Rückgang von *E. ligea* ist vor allem in Mitteleuropa belegt. In Deutschland ist die Art fast überall rückläufig, wobei die Arealregression in tiefen Lagen besonders stark ist. Für Baden-Württemberg konnte gezeigt werden, dass auch hier vornehmlich tiefe und warme Lagen betroffen sind. Das Aussterben der Art im Albvorland und im Nordteil der Oberen Gäue konnte bestätigt werden.

Metapopulationsdynamik (Hypothese 2): Konnektivität und Flächengröße konnten analog zu *E. aethiops* nicht als wesentliche Faktoren identifiziert werden. *E. ligea* ist stark an linienartigen Strukturen orientiert, weshalb sie einerseits einen hohen Flächenanspruch hat und andererseits eine gute Verknüpfung automatisch vorhanden ist. Es kann davon ausgegangen werden, dass beide Faktoren einen signifikanten Einfluss auf ein Vorkommen der Art haben.

Habitatpräferenzen (Hypothese 3): Ähnlich wie die beiden anderen Arten benötigt auch *E. ligea* frisch-feuchte Verhältnisse im lichten Wald. Es ist eine eindeutige Präferenz luftfeuchter Mikroklimata zu erkennen, die darauf zurückgeführt wird, dass häufig eine isolierende Streuschicht in den Verbreitungszentren fehlt. Die Bevorzugung besonders kühler Mikroklimata in wärmeren Regionen lässt sich nur noch anhand der ehemals besiedelten Standorte vermuten, da *E. ligea* dort mittlerweile ausgestorben ist.

Einfluss der Winterkälte (Hypothese 4): Auch mit *E. ligea* konnten aus Zeitgründen keine Überwinterungsversuche durchgeführt werden. Es wird jedoch vermutet, dass die Art aufgrund ihrer zweijährigen Entwicklungsdauer besonders empfindlich auf wechselhafte Wintertemperaturen reagiert.

Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen (Hypothese 5): *E. ligea* kann nur in brachliegenden oder maximal jährlich gemulchten Habitaten reproduzieren. Mahd oder Beweidung könnten eine erfolgreiche Entwicklung verhindern, wichtiger sind aber die mikroklimatischen Ansprüche der Larvalstadien, die nur im lichten Waldesinneren oder in Saumbereichen erfüllt sind.

Rückgangsursachen von *E. ligea*: Mehr noch als bei den beiden vorigen Arten ist der Rückgang von *E. ligea* klimatisch bedingt. Ihre Ansprüche an den Lebensraum sind als geringer zu werten als die von *E. aethiops*, ihre Mobilität ist dagegen erhöht. Trotzdem war die Art bereits historisch auf bestimmte Regionen in Baden-Württemberg beschränkt und ist mittlerweile komplett auf kühle oder kontinental geprägte Lagen zurückgedrängt. Ebenso wie die beiden anderen *Erebia*-Arten, benötigen die Larvalstadien von *E. ligea* für eine erfolgreiche Entwicklung ein kühl-feuchtes Mikroklima. Aufgrund des Fehlens einer Streuschicht in einigen Bezugsräumen (Schwarzwald, Oberschwaben) reagieren die Larvalstadien noch sensibler auf Klimaveränderungen. Das Fehlen der Streuschicht wird regional durch einen luftfeuchten Standort oder erhöhte Überschirmungsgrade von Strauch- und Baumschichten kompensiert. Aufgrund der anscheinend obligat zweijährigen Entwicklung der Art existieren prinzipiell zwei Parallepopulationen in geraden und ungeraden Jahren. *E. ligea* muss mit derselben Anzahl an Nachkommen eine doppelt so lange Entwicklungsdauer mit zwei Wintern überstehen wie die anderen beiden Arten, was sich auch auf die Mortalitätsrate der Larvalstadien auswirken dürfte. Die Kombination aus suboptimalen mikroklimatischen Verhältnissen aufgrund des Fehlens einer Streuschicht und der verlängerten Entwicklungsdauer bedingt die Empfindlichkeit von *E. ligea* gegenüber Klimaveränderungen.

Regionale Rückgangsursachen: Im Albvorland und in den Oberen Gäuen ist der Rückgang von *E. ligea* primär klimatisch bedingt. Potentiell geeignete Habitate sind in beiden Bezugsräumen auch aktuell noch vorhanden. Es ist nicht zu erwarten, dass die Art das Albvorland wiederbesiedeln wird. In den Oberen Gäuen wird das Aussterben im klimatisch günstigeren Südteil in spätestens 30 Jahren erwartet. Das Verschwinden von *E. ligea* im Nordschwarzwald bleibt weiterhin ungeklärt. Im Südschwarzwald ist aufgrund klimatischer Veränderungen mit weiteren Rückgängen in den Randbereichen und westlich der Wetterscheide zu rechnen. Es wird erwartet, dass sich die Art im Hochschwarzwald und im östlichen Schwarzwald noch länger halten können. Auch auf der Schwäbischen Alb ist der Rückgang von *E. ligea* in den klimatisch günstigeren Bereichen augenfällig. Das Aussterben der Restpopulationen auf der Ostalb wird innerhalb der nächsten 10 Jahre erwartet. Die Arealregression wird sich außerdem am

Albtrauf und auf der mittleren Albhochfläche fortsetzen, sodass die Art ausschließlich in den Hochlagen der mittleren und westlichen Schwäbischen Alb überdauern wird. In Oberschwaben hat sich das Areal von *E. ligea* mit Ausnahme des Illertals auf die Adelegg reduziert. Hier sollte ein dauerhaftes Überleben aufgrund der guten klimatischen Eignung möglich sein. Im Unteren Illertal ist nur unter Beibehaltung der aktuellen Waldnutzung mit einem längeren Fortbestehen zu rechnen. Es wird prognostiziert, dass sich die Verbreitung von *E. ligea* in Baden-Württemberg in 50 Jahren ausschließlich auf die Hochlagen des Schwarzwalds, der Schwäbischen Alb und der Adelegg konzentrieren wird.

Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von *E. ligea* in Baden-Württemberg: *E. ligea* kann mit ähnlichen Maßnahmen wie *E. aethiops* gefördert werden. Vordringlich sind die Auflichtung der Wälder, die Schaffung von breiten Waldwegsäumen und die Wiedereinführung traditioneller Waldnutzungsformen. Besonders geeignet sind dabei luftfeuchte Senken und Taleinschnitte. Es wird empfohlen, *E. ligea* aufgrund der beobachteten Arealregression in die Rote Liste aufzunehmen und als gefährdet einzustufen.

Fazit

Die Ursachen für den Rückgang und das aktuelle Verbreitungsbild der drei *Erebia*-Arten lassen sich am besten mit einer kombinierten Einflusswirkung aus klimatischen Faktoren und Lebensraumveränderungen erklären. Je nach Region können diese Größen in ihrer Einflussstärke variieren.

Während bei *E. ligea* klimatische Faktoren überwiegen, spielen bei *E. aethiops* Lebensraumverluste häufig die entscheidende Rolle. Eine Mittelstellung nimmt *E. medusa* ein, bei der beide Einflussgrößen ähnlich stark wirken.

Wahrscheinlich sind die dargestellten Sachverhalte auf andere Insektenarten mit boreo-montanem oder arktisch-alpinem Verbreitungsareal übertragbar und sollten bei Arealregressionen solcher Arten in Betracht gezogen werden.

Summary

Many butterfly species declined during the 20th Century because of loss of habitat as a result of the intensification of agriculture and industrialisation. Recent climate change provides, on the one hand, new chances for expansion but, on the other hand, new threats. Numerous studies have established the wide influence of climate change on several groups of animals and plants. Whereas some species profit from climate change and are able to enlarge their ranges northwards because of global warming, boreo-montane species, i.e. those adapted to cold climates, are exposed to an increased risk of extinction.

Hence, measures for environmental protection have to take into account impacts of climate change prospectively to ensure the successful conservation of habitats and species. At present, a considerable need exists for further research into the habitat requirements and reactions of many species to climate change. Current deficits of knowledge have to be reduced considerably so that adaptations can be made to the aims of conservation and strategies of habitat management with respect to alterations in climatic conditions.

The cold-adapted genus of ringlet butterflies (*Erebia* ssp.) is especially endangered by climate change because of their biotope preferences. Three species of ringlets once widely distributed in the federal state of Baden-Württemberg, namely *Erebia medusa*, *Erebia aethiops* and *Erebia ligea*, have been chosen to serve as indicators for the climate-induced endangerment of butterfly species. Negative population trends of the three species were displayed several years ago, particularly in the warm and Atlantic regions of the investigation area. These trends are not exclusively explainable as a result of habitat losses, as suitable habitats are still available all over the country. Therefore, a climatic influence on the decline of these species is assumed. To be able to detect specific reasons for their changes in distribution and to prevent further declines of *Erebia* species, which have meanwhile been included on the Red List, detailed knowledge of the present distribution, habitat requirements and reactions to climate change is essential.

In this context, we have analysed whether climate change leads to shifts in the distribution of the three *Erebia* species and have investigated the reasons forming the basis of negative population trends. For this purpose, we hypothesize the following:

Climate-induced processes:

- **Hypothesis 1 (→ areal dynamics):** The distribution of all three *Erebia* species is largely constrained to the Swabian Alb and nearby “low temperature islands”, although suitable habitats are available in sufficient numbers in all physical regions. The decline of the species in other physical regions is not only conditioned by changes of biotopes, but also by the proceeding climate warming.
- **Hypothesis 2 (→ metapopulation structures):** All three *Erebia* species build distinct metapopulation structures. Unsettled habitats whose distances to populated habitats exceed a species-specific critical value cannot be colonised, although they are potentially suitable.
- **Hypothesis 3 (→ habitat preferences):** A clear trend, conditioned by climate warming, to prefer regionally cooler habitats exists. The suitability of habitats is describable by various parameters (inclination, exposure, vegetation structure).
- **Hypothesis 4 (→ influence of winter temperatures):** Hibernial temperatures significantly influence growth and survival rates of hibernating larval stages. Higher winter temperatures and frequent melting events affect survival rates negatively because of an increase in metabolic activity during recovery and a decrease of vitality.

Influence of habitat use:

Hypothesis 5 (→ influence of the management methods and disruption): Advanced succession of wind throws and clear cuttings as well as timber forest use lead to the displacement of *Erebia* species. The populations remain restricted to early successional states. Intensive use of dry uncultivated grasslands and bedding-straw meadows cause the exclusion of *Erebia medusa*.

Material and Methods

To test the hypotheses, we performed various methods, from field mapping to experiments (hibernation essays) to detailed reading (records). We executed the following methods to clarify the individual hypotheses:

Hypothesis 1: Areal dynamics: We surveyed suitable habitats and former documented localities of *Erebia* species during flight time, specifically on respective species-adjusted transects covering various physical regions. Habitats were checked once and, in the case of the absence of the species, at least a second time. Additionally, we located former documented localities in selected regions to achieve a pattern as complete as possible of the recent distribution of the species in Baden-Württemberg. To establish a link between extinction processes and climate warming, we correlated presence-absence data with habitat-describing and climate parameters.

Hypothesis 2: Metapopulation structures: By means of geostatistical methods, we determined the degree of isolation of every single habitat. Thereby, we gained insight into specific metapopulation structures and minimum sizes of habitats.

Hypothesis 3: Habitat preferences: To be able to describe specific demands of *Erebia* species on their environment, we precisely recorded various geographical and structural parameters in, respectively, three random square-meter patches in every single habitat, independent of colonisation. These parameters should describe the habitat requirements in as much detail as possible.

For this, we chose the following parameters:

- **Altitude** over sea level (based on TOP 25)
- **Patch size** via geostatistical methods (based on TOP 25)
- **Habitat type** and **usage** (categorical rating by means of indicator species according to ELLENBERG et al. 1992)
- **Exposure** and **inclination** (by using a compass with an integrated slope level)
- Potential **sunshine duration** in June (by using a horizonscope according to Tonne)
- **Dominances** and **average heights** of litter, moss, herbal, shrub and tree layers (estimation in 5 % steps)
- **Dominance** and **distribution** of potential host plants (estimation in 5 % steps)
- **Semiquantitative recording** of preferred **nectar plants** in seven abundance classes
- **Semiquantitative recording** of **imagines** in five abundance classes with consistent reference to patch size and time

From the gained insights into the structure of habitats in which species occurred or even were abundant, we were able to define optimal habitats as a basis for the qualitative evaluation of further habitats. By a combination of critical factors for the occurrence of a species, we were able to allocate scores to habitats, thus providing measurements for the quality of the habitats. We extended the determination of habitat quality by the addition of climate and habitat parameters. The use of this method allowed us to test whether suitable habitats existed in particular climatic regions and, consequently, the concept of metapopulation theory could be applied.

Hypothesis 4: Influence of low winter temperatures: To be able to analyse the influence of winter temperatures on hibernating larval stages, we conducted hibernation experiments in climate exposure test cabinets during the winters of 2010/11 and 2011/12. Three different climate regimes were tested with 30 larval stages in each case. Hibernation between +1 °C and -1 °C served as a control and represented constant temperatures prevailing under a constant snow cover. We expected the mortality of larval stages to be low for this form of hibernation. Hibernation at constantly positive temperatures (approx. 5 °C) imitated conditions in the warm physical regions in Baden-Württemberg (e. g. Upper Rhine area). We expected mortality to increase significantly because of constantly enhanced metabolism. The third hibernation regime represented changing winter conditions as they occur today in numerous regions of Baden-Württemberg. Temperatures fluctuated between + 10 °C and – 10 °C. We again expected the mortality of larval stages to increase because of the frequent changes of temperature in comparison with constantly warm conditions. A further part of the experiment involved hibernation with and without a litter layer, as we assumed an important isolating influence of the litter layer during hibernation.

Hypothesis 5: Influence of usage and disturbance: By the recording of habitat parameters, we were able to describe the demands of *Erebia* species exactly. We clarified the way in which these demands could be associated with the human usage of habitats (e. g. mowing, grazing, forest management). The gained findings should be of great importance for conservation.

Statistical analysis

Comparisons of mean values were conducted by means of Mann Whitney U tests. To estimate significant differences of proportions (mortality rates), the z-test was employed. To preserve comparability of climate parameters and to generate a climate index consisting of several equal variables, parameters had to be standardised. To test the independence of variables (in this case, generally “population versus no population”) compared with various characteristics of attributes (e.g. type of habitat, exposure, use), Pearson's χ^2 -test was performed. To reveal differences between reference areas, a one way analysis of variance (ANOVA) was chosen. Evaluation of levels of significance was carried out by means of Scheffé's procedure optimised for the questions raised above.

To filter the determining factors of the various parameters that condition populations of *Erebia* species, extensive multivariate methods of analysis were executed. Binary-coded logistic regressions and discriminant analysis were found to be particularly suitable.

Principal component analysis led to a reduction of dimensions by unifying several parameters to a few principal components.

Results

E. medusa

Distribution: A literature review of the distribution and habitat requirements of *E. medusa* in Europe and especially in Central Europe was conducted. Generally, a decline of the species in several European countries, particularly in low-lying, warm and Atlanticly influenced regions is visible. For instance, *E. medusa* has become extinct in Brandenburg and is strongly declining in numerous federal states (e.g. Mecklenburg-Vorpommern, Niedersachsen, Nordrhein-Westfalen, Hessen). In the context of this work, we ascertained that the species has become extinct in the Upper Rhine area of Baden-Württemberg and occurs in the warm regions of the Kraichgau and of the valley of the Neckar only in relic populations. The situation in the Tauberland, in the Obere Gäue, in the foothills of the Swabian Alb, in the Black Forest and at the foothills of the Alps is little better. Only the Swabian Alb contains large metapopulations.

Phenology: Analysis of the data archive indicated that the flight period of *E. medusa* shifted forward significantly by two weeks during the period from 1990-2012 in comparison with the period before 1990.

Areal regression in Baden-Württemberg: The decline of *E. medusa* had started before 1960 in the Upper Rhine area. By 1980, the populations in the northern Upper Rhine and in the Kaiserstuhl had become extinct, with the first major gaps in distribution also occurring in the Kraichgau and in the valley of the Neckar. By the year 2000, the populations in the southern Upper Rhine had become extinct. The first distinct regressions arose in the foothills of the Alps. Based on our field mapping and analysis of the data archive, *E. medusa* seems now to have almost become extinct in the Kraichgau; in further reference areas (e.g. the foothills of the Alps, Tauberland, foothills of the Swabian Alb), it is extremely rare. Smaller metapopulations exist in the eastern part of Württemberg, in the Heckengäu and in the Hegau. The centre of distribution appears to be the Swabian Alb including the Baar Alb.

Metapopulation structures and habitat preferences (results of the analysis of the presently collected parameters):

Geography and climate: Populated patches were found at higher altitudes than unsettled patches and were large-scaled. Their inclination was significantly lower in comparison with unsettled habitats. No differences were apparent with regard to connectivity, exposure or potential duration of sunshine.

Microhabitats: Preferred populated habitats were underused grasslands and semi-dry sheep pastures or mulched slopes, with poor grasslands mown once per year being less frequently used. Microhabitats were affected by a low-productive herbal layer. The dominance of higher tree layers was lower in comparison with unsettled habitats, whereas that of lower tree layers was increased. No significant differences were seen relative to the dominance of shrub layers, herbal layers and moss layers. In populated habitats, a highly significant increase was seen in the dominance of litter layers; this significantly decreased the percentage of open soil. Other structural elements of open soil such as the presence of grit, stones, rock or anthills were irrelevant. The dominance of host plants was also significantly increased in populated habitats.

Foothills of the Swabian Alb: The foothills of the Swabian Alb is currently a sparsely populated region. *E. medusa* colonises predominantly underused, large and well-connected semi-dry grasslands on steep, but niched south-facing slopes. Microhabitats exhibit a high dominance of low shrub layers and herbal, moss and litter layers, together with no open soil spots and an average host plant rate. The number of potential sunshine hours in June is slightly reduced.

Kraichgau and Neckarbecken: At present, the reference area Kraichgau and Neckarbecken has generally been abandoned by *E. medusa*. A few populations still exist only in the southern border area next to the Obere Gäue (Heckengäu). They mainly settle on extensively grazed, medium-sized and moderately connected semi-dry grasslands that are mostly found on slightly inclined summits. Microhabitats are affected by the high dominance of low shrub layers, average percentages of litter layers and sparse moss layers. Host plants (*Festuca* ssp.) are frequently present in populated habitats. The average sunshine

duration is high. Because of the low number ($n = 5$) of populated habitats, these results should not be over-interpreted.

Obere Gäue: In the reference area Obere Gäue, *E. medusa* develops distinct metapopulations both in the southern part and in the better investigated northern part (Heckengäu). Populated habitats are mainly extensively grazed semi-dry grasslands including unused areas. Habitats are large and well connected. The species colonises any position, with habitats often being on steep slopes. Microhabitats are characterised by a high dominance of low shrub layers (blackthorn succession) and low dominance of herbal and litter layers, together with a high dominance of open soil. These characteristics are attributable to the sheep pasturing that is still regularly practised in this region. The average sunshine duration can be classed in the upper range.

Foothills of the Alps: In this reference area, the butterfly is only locally encountered in the border areas to the Swabian Alb, in the Hegau and in the Westallgäuer Hügelland and has now to be classified as rare. Generally, two different types of habitats are colonised. In the northern part (adjacent to the Swabian Alb), *E. medusa* prefers semi-dry grasslands and their associated fallow land, whereas in the southern part, the species populates mesophilic slopes, roadways and abandoned gravel pits. Occupied habitats are mostly either south-facing or level, only slightly inclined, medium-sized and poorly connected to each other. Almost all patches are underused at present, i.e. they lie fallow or are mulched over periods of several years. Microhabitats are characterised by the low dominance of shrub layers and high dominance of herbal and litter layers, together with low percentages of open soil. The duration of sunshine is average.

Swabian Alb: The reference area Swabian Alb represents the most important centre of distribution of *E. medusa* in Baden-Württemberg. Here, the species develops metapopulations that settle on semi-dry grasslands and their associated fallow land and on extensively mown meadows. Populated habitats are medium-sized, moderate connected and mostly level. They are grazed by sheep, are underused or are mown once a year. Microhabitats depend on the consistently low dominance of shrub, herbal and litter layer and host plant occurrence.

Tauberland: The reference area Tauberland contains, despite the well-connected network of large suitable habitats, just a few sparsely populated patches. The species prefers semi-dry grasslands and their associated fallow land, but also poor but slightly moist meadows too. Occupied habitats are medium-sized, moderately connected, mainly facing south-west to west and frequently extremely steep. In contrast, larval habitats are regularly found on the base of the slopes and hence are hardly inclined. Semi-dry grasslands frequently lie fallow, whereas meadows are extensively mown. Microhabitats depend on the high dominance of herbal, moss and litter layers together with a high dominance of open soil. The dominance of shrub layers and host plants can be evaluated as average. The duration of sunshine is average in occupied habitats, but is generally high.

Requirements of larval stages for micro-climate and structure of habitats: Overall, oviposition, emerging butterflies and larval stages of *E. medusa* were observed 17 times. The preferred host plant was definitely *Festuca ovina*. Egg deposition spots and larval habitats were mostly similar in the different regions of Baden-Württemberg. *E. medusa* clearly preferred poor and litter-rich fallow land that was arranged next to extensively used zones or along fringes and slopes. Sometimes, egg laying also occurred in sparse spots in the middle of used areas such as pastures and meadows. Larval habitats regularly were level and exhibited a high dominance of herbal and litter layer and of host plants. The vast absence of higher tree and shrub layers potentially facilitated long-lasting sunshine and its accompanying warmth. The high dominance of herbal, moss and litter layers reduced the risk of dehydration and encouraged the development of a moist and fresh environment. In warmer regions, habitats with a cooler microclimate were significantly preferred.

Climate chamber experiments testing the influence of hibernal temperatures on larval stages: Mortality rates of larval stages significantly increased under alternating conditions and in the scenario with a lack of litter layer in comparison with the control. No significantly increased mortality was

observed for larval stages overwintering under constantly warm conditions. After hibernation, mortality was significantly increased at all three scenarios in comparison with the control. Larval weights stayed almost constant in the control during hibernation, but a large increase in weight occurred in contrast in the alternating and the warm scenario. A decrease of weight could be detected at the regime without litter layer.

Analysis of climate parameters: Climate warming could also be definitely established on the basis of the used data for Baden-Württemberg. With the exception of the parameter “year amplitude”, all parameters indicated a significant preference of cool, continentally influenced regions by *E. medusa*. Even in single reference areas, locally cooler subspaces were preferred. This was significant in the foothills of the Swabian Alb, the Kraichgau and Neckarbecken and in the Swabian Alb.

Complex statistical analysis: Under considerations of climate and habitat influences and after execution of binary logistic regressions, the parameters “days with snow cover”, “dominance of litter layers”, “dominance of host plants”, “habitat type”, “amount of precipitation during vegetation period”, “connectivity” and “patch size” appeared to be the essential factors conditioning the presence of *E. medusa*. Thus, two climate and five habitat parameters were concerned. By means of principal component analysis, two principal components could be identified that described the habitats of *E. medusa* best. The first principal component was composed of various climate parameters, and the second one comprised micro-structural habitat parameters.

Habitat quality: Habitat and living space quality were calculated on the basis of climate and habitat parameters by means of the factor loads of the discriminant analysis. Occupied habitats exhibited a significantly increased habitat quality. Seven habitat parameters described the requirements of *E. medusa* with regard to its habitat best. Highly suitable habitats were found scattered over all the reference areas, for example, in the Tauberland, in the Obere Gäue, in the foothills of the Alps and on the Swabian Alb.

Living space quality based on climate and habitat parameters: Living space quality was described best by three climate and four habitat parameters. Occupied habitats exhibited a significantly increased living space quality. Under these conditions, suitable habitats existed almost exclusively on the Swabian Alb, with in single cases also in the foothills of the Alps, in the Obere Gäue and in the foothills of the Swabian Alb. Living space quality based on climate and habitat parameters described the current distribution of *E. medusa* much better than habitat quality.

E. aethiops

Distribution: *E. aethiops* exhibit regression in warm and atlantically influenced regions, for example, in Great-Britain, in France, in Belgium or in Luxembourg. In Germany, populations of the centre and the north of the country are in danger of extinction (Nordrhein-Westfalen, Rheinland-Pfalz, Saarland) or are already extinct (Brandenburg, Mecklenburg-Vorpommern). The situation in the south of Germany and in the low mountain ranges of the rest of the country is considerably better.

Phenology: Analysis of the data archive in the period between 1990-2012 in comparison with the time before 1990 revealed no significant shifts.

Areal regression in Baden-Württemberg: *E. aethiops* was formerly widely distributed in Baden-Württemberg. Gaps in distribution included the Black Forest, the central Upper Rhine Valley and parts of the Valley of Neckar. Regional areal regression started relatively early (before 1960) in the northern Upper Rhine, in the Kraichgau and near Lake Constance. This trend continued during the following decades with the extinction of the populations in the Kraichgau and Neckarbecken. By the year 2000, the populations in the Kaiserstuhl had become extinct and those of the foothills of the Swabian Alb, of the Keuperwaldberge, of the Kocher-Jagst-Region and of the foothills of the Alps had strongly decreased. Our own field mapping and analysis of the data archives discovered smaller metapopulations existing in

the Tauberland and in the Obere Gäue. The centre of distribution is clearly the Swabian Alb up to the Baar Alb.

Metapopulation structures and habitat requirements of *E. aethiops* in Baden-Württemberg (results of analysis of the present collected parameters):

Geography and climate: Occupied patches lay on average at higher altitudes, were more strongly sloping and were potentially exposed to significantly longer sunshine duration than unsettled regions. This varied strongly between reference areas (see below). Habitats were frequently south-facing.

Microhabitats: Preferred habitats were complex structured fringes of woodland, open forests and underused semi-dry grasslands. Microhabitats were characterised by a low productive herbal layer and a significantly increased dominance of herbal, moss and litter layers. In contrast, the dominance of low shrub layers and of open soil were significantly reduced. The dominance of *Brachypodium pinnatum* was highly increased in occupied patches, whereas that of *Calamagrostis epigejos*, *Brachypodium sylvaticum* and *Molinia* ssp. was significantly diminished.

Foothills of the Swabian Alb: In the foothills of the Swabian Alb, only one occupied habitat in the Schöbuch emerged. This consisted of an open spot that was formerly used by the military in a forest. The leaf-litter creators *C. epigejos* and *M. caerulea* were dominant. Afforestations of oak and pine trees ensure microclimatically suitable, wet-fresh conditions but endanger the survival of the population through increasing succession pressure. Unless conservation measures are undertaken, this population, which is probably the last in the physical region of Schönbuch and Glemswald, will become extinct within a few years.

Obere Gäue: The northern part of the Obere Gäue (Heckengäu) is only sparsely populated. Several mostly small populations exist in the region of Horb a. N. and Nagold. Near Gültlingen, the most north-easterly existing population can be found, which consists of just a few individuals. Populations of *E. aethiops* are frequently found in the transient area of underused semi-dry grasslands to open pine forests with distinct complexly structured fringes. The mostly small, well-connected and steeply inclined habitats are frequently south-facing, lie fallow or are extensively sheep-grazed.

Occupied microhabitats are characterised by the low dominance of herbal and litter layers and the high dominance of moss layers and open soil. The dominating host plant is clearly *B. pinnatum*. The averaged potential sunshine duration of habitats is extremely high (8,2 h).

Foothills of the Alps: In the reference area in the foothills of the Alps, *E. aethiops* is now found only very rarely. The species could be detected in three different physical regions. In the Unteres Illertal, it populates open mixed deciduous forests and "Brennen" of the flood plain of the river Iller (a "Brenne" is a small gravel-containing biotope that is dry and warm, despite its lying within in a wood on the flood plain; its sunny location on a well-drained soil makes it an especially warm microclimate). In the Westallgäuer Hügelland, it is found in areas of clear felling and on open slopes of the valley of the Argen and, on the Adelegg, it occupies open spots of ravines. Populated habitats are mostly large, poorly connected, and level or are south-facing. A use for this land except for forestry (occasional timber work) is not obvious.

Because of their locations inside the woodlands, habitats are characterised by a high dominance of tree and higher shrub layers. Microhabitats exhibit a low dominance of herbal and litter layers and a high dominance of moss layers and open soil.

Host plant use has to be differentiated between the physical regions. In the Westallgäuer Hügelland and on the Adelegg, *B. sylvaticum* is most probably used on litter-poor ground. In contrast, in the Unteres Illertal, *B. pinnatum* is dominant, with the litter-rich herbal verges being additionally composed of *M. caerulea* and *C. epigejos*.

The number of sunshine hours in the foothills of the Alps during June is very low because of the shady habitats on the Adelegg.

Swabian Alb: In the reference area Swabian Alb, *E. aethiops* is widely distributed and found frequently in suitable habitats. They regularly occupy large complexes of semi-dry grasslands, external and internal fringes of forests and open pine forests that are well connected and slope slightly in a south-facing direction. In contrast to other reference areas, the species is constantly found on storm-damage clearings. Habitats are generally fallow (except for perennial mulching under power lines) and some semi-dry grasslands are extensively sheep-grazed.

Microhabitats are characterised by the low dominance of tree and shrub layers, with herbal, moss and litter layers and open soil being average. The dominant host plant is clearly *B. pinnatum*. The number of potential sunshine hours is in the upper sector.

Tauberland: In this reference area, *E. aethiops* has a scattered distribution and populations are generally small. The species is found on transient areas of complexly structured external fringes of forests to open pine forests. For nutrition (nectar), it also flies to neighbouring semi-dry grasslands. The large, moderately connected habitats are frequently very steep and face south to south-east. A use of the land is recognisable in single cases, but usually the habitats lie fallow.

Microhabitats are characterised by the high dominance of tree and higher shrub layers and of herbal, moss and litter layers accompanied by the low dominance of open soil. The dominant host plant is *B. pinnatum*, possibly with *M. caerulea* also playing a role on single patches.

The number of sunshine hours is average, although significantly lower than that of unsettled habitats.

Southern Upper Rhine Valley: In the physical region of the Markgräfler Rheinebene, *E. aethiops* colonises coppice-with-standards-like managed forests and open pine forests in the dry flood plain generated by Tulla's Rhine correction. The large, well connected forests of the plain are opened up in a perennial rotation of the traditional art of coppicing. Microhabitats are characterised by a high dominance of tree, herbal and litter layers. The preferred host plant is *B. pinnatum*.

Keuperwaldberge: In the physical region Keuperwaldberge, a large, completely isolated population of *E. aethiops* now exists in the vicinity of Schwäbisch Hall. Similar to the foothills of the Swabian Alb, this population occupies a former military training ground that is nowadays a protected forest. Microhabitats are characterised by the low dominance of tree and shrub layers and the high dominance of herbal and litter layers. The most frequent potential host plant in the habitat is *C. epigejos*, although *M. caerulea* and *B. pinnatum* also abound. Because the protected forest is an exclusion zone within which any kind of use of its habitats is forbidden, populations of *E. aethiops* and the syntopically occurring FFH-species *Coenonympha hero* are acutely endangered by succession.

Requirements of larval stages for micro-climate and structure of habitats: During the course of this research, oviposition could be detected on *B. pinnatum* and *M. caerulea*. The use of further host plants (*B. sylvaticum*, *C. epigejos*) was also verified here. However, clear regional differences in the preference of single host plants existed. On high lime soils of the Swabian Alb, the Tauberland and the southern Upper Rhine Valley, *B. pinnatum* was preferred, whereas regionally (Tauberland, foothills of the Swabian Alb, foothills of the Alps), *M. caerulea* also played a role. *B. sylvaticum* is abundant in the habitats of the south-eastern foothills of the Alps and on the Adelegg.

Larval habitats occurred in the transient area from the woodland to open land or in open wooded sectors. In addition to the sufficient duration of sunshine, the particularly high dominance of moss and litter layers seemed to be important. The partially shading tree and shrub layers, together with the high dominance of herbal, moss and litter layers, provided a fresh-wet environment that was, on the one hand, exposed to sunshine and, on the other hand, served as a reservoir of humidity. The warmer and more atlantically influenced the reference area is, the more *E. aethiops* depends on the existence of wet-fresh micro-climates.

Analysis of climate parameters: A preference for cool temperate regions could be clearly seen for *E. aethiops*, with significance being found for cooler regional climates in habitats in Oberschwaben.

Complex statistical analysis: With regard to climate and habitat parameters and after the execution of binary logistic regression and discriminant analysis, the parameters “dominance of *B. pinnatum*”, “dominance of litter layers”, “dominance of moss layers” and “number of frosty days” were the deciding factors for an occurrence of *E. aethiops*, i.e. one climate and three habitat parameters. With the aid of principal component analysis, two principal components best describing populated habitats could be identified. The first principal component was formed by the different climate parameters and the second by micro-structural habitat parameters.

Habitat quality: Occupied patches were characterised by a significantly increased habitat quality. Six habitat parameters (dominances of moss, litter and low shrub layers, dominance of *B. pinnatum* and *M. caerulea*, height of herbal layer) best described the requirements of *E. aethiops* for its habitat. Highly suitable habitats were found primarily on the Swabian Alb but also in the Tauberland, in the Obere Gäue and in the foothills of the Swabian Alb.

Living space quality by means of climate and habitat parameters: Living space quality was best described by two climate and six habitat parameters (number of frosty days, altitude, dominance of moss, litter and low shrub layers, dominance of *B. pinnatum* and *M. caerulea*, height of herbal layers). Occupied patches were characterised by a significantly increased living space quality. Under these terms, suitable habitats existed almost exclusively on the Swabian Alb and, in single cases, also in the foothills of the Alps and in the Obere Gäue. Living space quality based on climate and habitat parameters described the current distribution of *E. aethiops* much better than habitat quality.

E. ligea

Distribution: Populations of *E. ligea* are decreasing in low altitudes of the temperate zone all over Europe, for example in Belgium, in France, in Switzerland or in Austria. In Germany, the species has historically been absent of the northern part of the country and is completely limited to low mountain ranges. Regressions in lower altitudes are reported from many federal states, for example, from Niedersachsen, Sachsen, Thüringen, Hessen and Rheinland-Pfalz.

Phenology: Analysis of the data archive indicated that the flight time of *E. ligea* has shifted significantly forward by about two weeks during the period from 1990-2012 in comparison with the period before 1990. Detection is now regularly possible from the middle of June. *E. ligea* is about four times more frequent in odd years in comparison with even years. In some regions (e.g. foothills of the Swabian Alb), detections have only been reported for even years. This is attributable to the biennial development of the species.

Areal regression in Baden-Württemberg: *E. ligea* was historically absent from the entire northern part of the country and from the Upper Rhine Valley. Regression had started before 1960 and affected at that time primarily the northern part of the Black Forest. By the beginning of the 1980s, the populations of the northern part of the Black Forest had become extinct. A subtle regression set in at lower altitudes (foothills of the Swabian Alb, northern part of the Obere Gäue, foothills of the Alps). By the year 2000, populations of the foothills of the Swabian Alb and of the northern part of the Obere Gäue had become extinct and the populations of the foothills of the Alps had been reduced to isolated residual populations. Areal regression had also started on the eaves of the Swabian Alb and in the eastern part of the Alb plateau. At present, from our field maps and analysis of the data archive, *E. ligea* is now only found on the Adelegg in the reference area of the foothills of the Alps. Regression of the species to the highest and coldest locations of the Swabian Alb is ongoing. The centre of its distribution in Baden-Württemberg is the Black Forest at present.

Metapopulation structures and habitat requirements of *E. ligea* in Baden-Württemberg (results of analysis of present collected parameters):

Geography and climate: Occupied patches were situated at higher altitudes and were exposed to a significantly shorter potential duration of sunshine compared with unoccupied habitats.

Microhabitat: *E. ligea* preferred complexly structured fringes at the transient area from woodland to open land, internal fringes of forests, open woodland and humid deep valleys (e.g. ravines). Microhabitats of populated habitats exhibited significantly lower herbal layers and the minor dominance of low shrub and litter layers. In contrast, the dominance of higher tree, herbal and moss layers was significantly increased. Occurrences of (potential) host plants of the genera *Carex* and *Luzula* were significantly increased, whereas those of *C. epigejos*, *B. sylvaticum* and *Molinia* ssp. were significantly reduced.

Foothills of the Swabian Alb: The butterflies favoured not only the deeply carved, cool, fresh valleys of Schönbuch and humid open spots, but also light moor-grass pine forests. Here, the species existed up until the middle of the 1990s. The mostly level habitats were large and well connected. Nowadays, these habitats still remain in an almost unspoilt natural condition and the relevant host plants (*B. pinnatum*, *L. sylvatica*) abound.

Obere Gäue: In the northern part of the Obere Gäue in which *E. ligea* had been confirmed, most recently in the middle of the 1990s, three former habitats were included in the research: two underused semi-dry grasslands connected by complexly structured fringes of forests and open pine forests and one light mixed deciduous forest. The large, moderately connected habitats were either level or were slightly south-facing. The habitats still seemed to be structurally suitable, although the low dominance of litter layers and high numbers of sunshine hours indicated their inaptness attributable to their xerotherm character.

Foothills of the Alps: *E. ligea* is now extremely rare in the foothills of the Alps and is distributed only in two physical regions (Unteres Illertal and Adelegg).

The large and level woodland in the Unteres Illertal is currently strongly isolated. It is characterised by highly complex structured and light woodland systems that are extremely herbage- and litter-rich. As a host plant, *B. pinnatum* can mainly be considered, although *M. caerulea* is widely distributed. In addition to the frequently found *E. ligea*, *E. aethiops* and *Lopinga achine*, which is in danger of extinction, abounds here. The open structure of the woodland needs to be preserved by appropriate forestry measures.

In contrast to the Unteres Illertal, many small but well-connected habitats are occupied on the Adelegg. These mostly take the form of humid ravines, but also of spacious open valleys and open spots within the woodlands. The ravines, which are surrounded by deciduous forest, are characterised by a high dominance of tall tree layers and an almost absent litter layer. The local potential host plant genus *Luzula* is widely distributed and is abundant on ravine slopes within light woodland. Because of its altitude of 700 to 1000 meters above sea level and its location in the outermost south-east part of Baden-Württemberg, the Adelegg is climatically highly suitable for boreo-montane species.

Swabian Alb: In the reference area Swabian Alb, *E. ligea* is widely distributed and is regularly but infrequently encountered in small numbers, unlike *E. aethiops*. Here, *E. ligea* prefers underused semi-dry grasslands, internal and external fringes of woodland, storm-damage clearings and open pine forests. The mentioned habitat types frequently form complexes and are connected by corridors (fringes and paths of woodland). The sizes of the populated patches are markedly different, whereas the habitats are, on average, large and well connected. Habitats are level more rarely than in other reference areas and exhibit an average inclination of at least 12 %. Just under two-thirds of the occupied patches are not used regularly, whereas one-third is (sheep)-grazed. In contrast to the foothills of the Alps and of the Black Forest, the microhabitats of the Swabian Alb consist of a low dominance of tall tree layers and a high dominance of litter layers. The average sunshine duration in June is also high (8 h). The dominantly

occurring host plant is *B. pinnatum*, although regionally *M. caerulea* and *Luzula* ssp. could play a role.

Black Forest: The extensive size of the reference area of the Black Forest has only been explored randomly in former habitats in the north and at spots thought to be suitable in the south. *E. ligea* is currently limited to the southern part of the Black Forest and is extinct in the northern part. The southern part of the Black Forest represents the centre of distribution of *E. ligea* in Baden-Württemberg. Here, the species can be detected throughout the area and frequently within regions. Preferred habitats are often external fringes of woodland the edges of which are difficult to distinguish because of their line-like structure; thus, they form a network of potentially colonisable corridors that are well connected but that are recognised separately as being small. Habitats can be level or inclined. None of the occupied patches are regularly used agriculturally and can be considered as fallow.

Microhabitats are characterised by a high dominance of tree layers and an extremely low dominance of litter layers, whereas herbal and moss layers are average. The mean sunshine duration is only 6 h. Host plants are *L. sylvatica* and possibly other species of the genus *Luzula*. This is supported by observations of ovipositions in literature. *B. pinnatum* and *Molinia* ssp. have not been detected in the Black Forest.

Requirements of larval stages for micro-climate and structure of habitats: Observations of ovipositions of *E. ligea* in Baden-Württemberg are unreported to date. During the course of this research, oviposition could be observed in two cases: in the southern Black Forest, oviposition could be observed on *L. sylvatica*. Several females flew along a flower-rich, south-to-east-facing fringe of spruce forest in which the host plant was dominant in variable shadowy areas. One female set down on a dominant population of *L. sylvatica* and laid an egg on dried-up stem of the host plant. The oviposition habitat was characterised by its niched position at the rear east-facing angle of the fringe of the forest. This variable shady habitat (65 % dominance of tree layers) receives just 6 hours potential sunshine in June. The herbal layer is jagged and the litter layer is narrowed leaving wide spaces of open soil (immature soil). The host plant *L. sylvatica* forms the dominant population.

On the Swabian Alb, oviposition could be observed on *B. pinnatum*. Here, many imagines also remained in the flower- and herb-rich woodland and the forest-track fringe and flew in irregular intervals into open forest areas. The tracking of one female flying into these open forest areas was successful. It set down on a litter-rich herbal verge mainly containing *B. pinnatum*. Here, it crawled around for some time to lay an egg on the basal area of a current leaf of *B. pinnatum*. The open (25 % dominance of tree layers) level fringe of the forest receives an average of 8 hours potential sunshine in June. The microhabitat is characterised by a high dominance of herbal, moss and litter layers and resembles the larval habitats of *E. aethiops*. The host plant *B. pinnatum* forms dominant populations.

Analysis of climate parameters: The preference for cold and continentally influenced regions was clearly verifiable for *E. ligea*. Occupied patches in the foothills of the Alps and in the Black Forest were significantly colder than unsettled regions.

Complex statistical analysis: With regard to climate and habitat parameters and after the execution of binary logistic regression and discriminant analysis, the parameters “amount of precipitation during vegetation period”, “mean annual temperature”, “altitude” and “potential sunshine duration in June” were the critical factors for the presence of a population of *E. ligea*. Thus, three climate and one habitat parameter are of relevance. By means of principal component analysis, two principal components could be identified that describe the occupied patches best. The first principal component is formed by different climate parameters, and the second by microstructural parameters.

Habitat quality: Occupied patches exhibited a significantly increased habitat quality. Four habitat parameters (dominances of *Luzula* ssp., litter and herbal layers, potential sunshine duration in June) best described the requirements of *E. ligea* for its living space. Suitable habitats were scattered over all regions and were even located in historically unsettled reference areas (e.g. Tauberland).

Living space quality by means of climate and habitat parameters: Living space quality was describable best by four climate and four habitat parameters (mean annual temperature, mean temperature of

January, amount of precipitation during vegetation period, altitude, dominance of *Luzula* ssp., *B. sylvaticum* and moss layer, potential sunshine duration in June). Occupied patches had a significantly increased living space quality. Under these conditions, suitable habitats existed especially in the foothills of the Alps (Adelegg) and in the Black Forest, and partially on the Swabian Alb. Living space quality adequately described the current distribution of *E. ligea*, with the exception of the northern Black Forest.

Discussion

E. medusa

Areal dynamics (hypothesis 1): The regression of *E. medusa* in most of Europe and especially in atlantically influenced and warm regions of Germany and Baden-Württemberg has been confirmed. In Baden-Württemberg, huge differences between the reference areas regarding structural and climatic suitability exist. However, the decline of the species is only partially explainable by deteriorating living conditions of habitats and the influence of a climatic component is probable.

Metapopulation dynamics (hypothesis 2): Connectivity has been identified by means of complex analysis methods as an essential factor inducing the formation of metapopulations of *E. medusa*. The species is poorly dispersible and relatively immotile and thus depends on an integrated network of suitable habitats.

Habitat preferences (hypothesis 3): *E. medusa* relies concomitantly on a fresh-wet and warm microclimate for the successful development of preimaginal stages. This is ensured by a combination of the high dominance of microstructural parameters (herbal, moss and litter layer) caused by extensive or lack of use (sheep-grazing, fallow land) and appropriate exposure and inclinations (frequently, slightly inclined, south-facing slopes). Generally, a distinct trend exists for the colonisation of neglected, underused, microclimatically suitable and strongly niched sites in warm and atlantically influenced regions.

Influence of low winter temperatures (hypothesis 4): Warm and alternating conditions during the winter lead to a significantly increased mortality of larval stages both during hibernation and during the subsequent spring. The reasons for the increased mortality are probably based on an increased rate of diseases and fungal affects and not, as initially assumed, on a lack of food because of increased metabolism. This is indicated by the increase in body weight during alternating winter conditions. Moreover, the litter layer has been identified as essential for the survival for larval stages during hibernation.

Influence of land management and disruption (hypothesis 5): *E. medusa* reacts sensitively to an intense use of its habitats. Neither repeated mowing nor intense grazing are tolerated. They also require conditions with characteristics of fringes and fallow land. Extensive grazing and maximal yearly mulching are ideal forms of management for the species. *E. medusa* is now scarce inside woodlands because of high forest usage but would profit from a thinning out of forests.

Reasons for the decline of *E. medusa*: The decline of *E. medusa* is attributable to a combination of losses of habitats and shifts in climate. Influences of these two components are regionally different. Atlantically influenced macroclimates increase both the stenotopy of the species and the requirements of *E. medusa* for its habitat. A fresh-wet microclimate needs to be available, especially in warm and atlantically influenced regions. This is primarily generated by the high dominance of herbal, moss and litter layers. Litter layers, in particular, act as an isolator and attenuate climate extremes. We should also consider not only the longer phases that are clear of snow with frost and melting events during winter, but also periods of heat and drought during summer. The retraction of *E. medusa* into montane sites is less conditioned by slight climate warming but rather by an increase of climate extremes. In addition to this climatic component, changes in habitats play a decisive role. Intensification leads to losses of

habitats and long-term abandonment. The intensification of sheep grazing, which from a nature conservation perspective is definitely desirable, leads regionally to a loss of fringe and fallow areas that are indispensable as larval habitats. Atmospheric depositions of nitrogen and the input from the surrounding agriculture lead to eutrophication and to an increase of succession.

Regional reasons for the decline: In the Upper Rhine area, in the Kraichgau and Neckarbecken, in the Kocher-Jagst region and in the Tauberland, areal regression is primarily conditioned by climate and attributable to the loss of wet-fresh microclimates. A return of *E. medusa* into the Upper Rhine area is not expected and, in the other reference areas, extinction is anticipated during the next 20 years. In the Keuperwaldberge, in the foothills of the Swabian Alb and in the Obere Gäue, reasons for the decline of this butterfly are a combination of climate change and loss of habitat. Outside of the Baar, extinction is forecast over the next 30 years. In the Black Forest, east of the meteorological divide, and on the Swabian Alb, further declines are expected attributable to climatic changes, although populations of central areas will probably be maintained beyond the next century. On the foothills of the Alps, areal regression is regionally (Hegau, basin of Lake Constance) largely conditioned climatically, whereas in other areas (northern part of the foothills of the Alps, Westallgäuer Hügelland), it is primarily attributable to the loss of habitat or a lack of suitable habitats. Extinction is predicted during the next 50 years. For this reason, the distribution of *E. medusa* will be constrained to the Swabian Alb, the Baar and the south-eastern Black Forest during the next 50 years, on the assumption of consistent climate warming.

Measures for the conservation and protection of *E. medusa* in Baden-Württemberg: The establishment of a network of semi-dry grasslands, poor-quality slopes and fallow land with a wet-fresh microclimate is recommended for the protection of *E. medusa*. The protection of the current metapopulations in the Tauberland, in the Heckengäu and on the Swabian Alb should be considered as being of great importance. Attention should be turned to fallow land (marginal strips along roads, embankments, industrial wasteland) that is frequently neglected in natural conservation. Furthermore, extensive grazing, which is consistent with the aims of conservation in the respective area, and the principle of rotation mowing are suggested. The opening of the forest through traditional ways of management (coppice-with-standards, wood pasture, clear cuttings) could develop further habitat potentials. *E. medusa* should be recorded in the new edition of the red list book as being endangered in Baden-Württemberg.

E. aethiops

Areal dynamics (hypothesis 1): The decline of *E. aethiops* in large parts of Europe, especially in atlantically influenced and warm regions of Germany and Baden-Württemberg, has been confirmed. In Baden-Württemberg, marked differences between the reference areas exist with regard to structural and climatic suitability. However, the decline of the species is only partially explainable by deteriorating conditions of habitats and an influence of a climatic component is probable.

Metapopulation dynamics (hypothesis 2): Patch size and connectivity could not be identified as critical factors for the occurrence of *E. aethiops*, because of the applied method. The current habitat inside the forests is currently better than it was 20 years ago because of the presence of areas of storm damage. However, the present lack of habitats has led to extensive geographical and genetic isolation of the populations. *E. aethiops* is more demanding than *E. medusa* as far as patch size is concerned but is also more mobile. The existence of broad and open forest paths and fringes is crucial for metapopulation structures of the species in larger woodlands.

Habitat preferences (hypothesis 3): *E. aethiops* represents a typical open woodland species. Similar to *E. medusa*, larval stages require a wet-fresh microclimate comprising a combination of canopy and shrub cover and a high dominance of herbal, moss and litter layers. At the same time, a given warmth is essential for larval stages. This is guaranteed by exposure, inclination and low canopy covers. The

dependence on wet-fresh microclimates is clearly more highly developed in warm regions (e.g. Tauberland, southern Upper Rhine area) than in cold and continentally influenced regions (e.g. Swabian Alb, eastern foothills of the Alps).

Influence of low winter temperatures (hypothesis 4): In the context of this project, no hibernation experiments were carried out with the larval stages of *E. aethiops* because of lack of time. Microstructural and microclimatic demands resemble those of *E. medusa*. Hence, *E. aethiops* might react, by analogy to *E. medusa*, sensitively to changing winter temperatures.

Influence of land management and disruption (hypothesis 5): To an even greater extent than *E. medusa*, *E. aethiops* is a species linked to fallow land and fringes. Only here is larval growth possible, whereas mowing and intensive grazing prevent successful development. However, at the same time, succession pressure causes displacement of larval habitats. Extensive sheep grazing and perennial mulching are best tolerated and can help to keep occupied patches open. In contrast, historical forms of forest management such as coppice-with-standards or wood pasture are ideal.

Reasons for the decline of *E. aethiops*: *E. aethiops* also reacts sensitively and in the same way to an atlantisation of winter climate as *E. medusa*. In regions with changeable winters and dry-warm summers, this species also only finds isolated suitable larval habitats with a fresh-wet microclimate. Certainly, the decline of *E. aethiops* is strongly influenced by land use change. In this connection, the most important reason is the abandonment of traditional forms of forest management such as wood pasture, coppice-with-standards and the lack of clear felling. The combination of the increased atmospheric nitrogen input leading to the eutrophication of poor-quality fringes together with the removal of forest fringes and edges and the accretion of storm-damaged areas reduces suitable habitats to a minimum. Similar to *E. medusa*, *E. aethiops* seems to be less demanding at higher altitudes. Hence, it is still able to exist at suboptimal sites in the Westallgäuer Hügelland and on the Adelegg.

Regional reasons for the decline: Changes in forest management have led to a regression of *E. aethiops* all over the country. In many regions, this decline is accelerated by climate warming. In the southern Upper Rhine area, the dependence of the butterfly on wet-fresh microclimates has caused its extinction in the Kaiserstuhl and its limitation to a few suitable patches in the Markgräfler Rheinebene. At this location, extinction is predicted within the next 20 years. In the Kraichgau and Neckarbecken, extinction is primarily linked to changes in forest management, although climatic influences are feasible in single cases. The recurrence of the species in this region is extremely improbable. The decline in the Bau- and Tauberland and in the Kocher-Jagst region is attributable to the favourable habitat situation being primarily conditioned climatically. Extinction in the Tauberland is expected at the latest within 30 years, whereas the other region is already uncolonised. In the Keuperwaldberge and in the foothills of the Swabian Alb, changes in forest management once again predominate; however, a climatic influence is probable. *E. aethiops* might become extinct here sooner or later (within the next few years in the foothills of the Swabian Alb and during the following 30 years in the Keuperwaldberge). In the northern part of the Obere Gäue, a clear climatic influence on the decline of the species is recognisable. Here, extinction is predicted within the next 20 years. The situation on the Baar and in the Alb-Wutach area is considerably more favourable. On the Swabian Alb, climate warming is also becoming noticeable. The populations on the border of the Alb, on the eastern plateau and on the Hegualb will be extremely vulnerable in the future. Again, on the foothills of the Alb, a combination of changes in climate and habitat is causing the decline of *E. aethiops*. The extinction of the few relic populations is expected in the following 30 years, subject to the condition that the current methods of management are maintained. For this reason, the distribution of *E. aethiops* will become limited to the Swabian Alb (middle plateau of the Swabian Alb to the point of the Baaralb) during the following 50 years.

Measures for the conservation and protection of *E. aethiops* in Baden-Württemberg: To protect *E. aethiops*, open forest systems and highly structured woodland and path fringes have to be created. However, the current demands of as near natural forestry as possible are unsuitable for maintaining or developing such structures. In contrast, high forest usage leads to the darkening of woodlands, which is

already a large problem for several strongly endangered species. Thus, current forestry practice should be abandoned and a stronger engagement of the ministry responsible for the protection of woodlands is required. As a premise for the creation of open forest systems, the theory of megaherbivores should be consulted. The regional reintroduction of coppice-with-standards or wood pasture for purposes of conservation and of at least small-scale clear felling and the development of highly structured, graded exterior and interior forest fringes are necessary. Because of the favourable stock situation of *E. aethiops* on the Swabian Alb, we recommend the classification of this species to be retained as "endangered" in Baden-Württemberg.

E. ligea

Areal dynamics (hypothesis 1): The decline of *E. ligea* has been established in central Europe. In Germany, the species is decreasing almost everywhere and areal regression is particularly strong at low altitudes. In Baden-Württemberg, low-lying and warm sites are also of special concern. We could confirm the extinction of the species in the foothills of the Swabian Alb and in the northern part of the Obere Gäue.

Metapopulation dynamics (hypothesis 2): In analogy to *E. aethiops*, connectivity and patch size could not be identified as significant factors. *E. ligea* is strongly oriented to linear structures. Thus, on the one hand, it requires large areas and, on the other hand, good connectivity arises automatically. We suggest that both factors have a significant influence on the occurrence of the species.

Habitat preferences (hypothesis 3): Similar to the two other species, *E. ligea* requires fresh-wet conditions in open forest systems. A distinct preference of humid microclimates is recognisable. We attribute this to a frequent lack of litter in the centres of distribution. Preference for particularly cool microclimates in warm regions can only be supposed, because *E. ligea* has now become extinct in these regions.

Influence of low winter temperatures (hypothesis 4): Hibernation experiments could not be executed with *E. ligea* because of lack of time. However, we suggest that the species reacts particularly sensitively to changing winter temperatures because of its biennial development.

Influence of land management and disruption (hypothesis 5): *E. ligea* is only able to reproduce on fallow land or in habitats that are at most annually mulched. Mowing or grazing might prevent successful development; however, the microclimatic demands of larval stages are more important and are only fulfilled within the well-lit forests or at their fringes.

Reasons for the decline of *E. ligea*: The decline of *E. ligea* is conditioned climatically even more than that of the two former species. Its demands on its habitat are lower than those of *E. aethiops*. In contrast, its mobility is higher. Nevertheless, the species has historically been limited to certain regions of Baden-Württemberg and is now completely confined to cold and continental areas. Like the other two *Erebia* species, larval stages of *E. ligea* require a humid microclimate for successful development. Because of the absence of a litter layer in two reference areas (Black Forest, foothills of the Alps), larval stages react even more sensitively to changes in climate. The absence of litter layers is regionally compensated by humid sites, increased canopy covers and the dominance of shrubs. In principle, two parallel populations of *E. ligea* exist, namely those in even and odd years, because of the apparently obligatory biennial development of the species. *E. ligea* has to overcome twice as long a duration of development, including two winters, with the same amount of offspring as the other two species. This could also affect the mortality rates of larval stages. The combination of suboptimal microclimatic conditions attributable to the absence of a litter layer and to a prolonged duration of development might cause *E. ligea* to be sensitive to climate change.

Regional reasons for the decline: In the foothills of the Swabian Alb and in the Obere Gäue, the decline of *E. ligea* is primarily conditioned by climate factors. Potentially suitable habitats presently abound in both reference areas. However, we do not expect that the species will be able to recolonise the foothills of the Alb. In the Obere Gäue, we expect extinction in the climatically more suitable southern part at the latest in 30 years. Extinction of *E. ligea* in the northern part of the Black Forest is still unexplained. We can reckon with further regressions attributable to climate change in the southern part of the Black Forest in border areas and west of the meteorological divide. We expect this species to be able to continue to exist in the high Black Forest and in the eastern part of the Black Forest. On the Swabian Alb, the decline of *E. ligea* is obvious, despite the areas being climatically suitable. We expect the extinction of the last populations within the next 10 years. Moreover, areal regression will continue on the overhangs of the Alb and on the central plateau, so that the species will be able to exist only at high altitudes in the central and western Swabian Alb. At the foothills of the Alps, the distribution of *E. ligea* has been reduced to the Adelegg with the exception of the Illertal. Here, permanent survival should be possible because of the suitable climat. In the Unteres Illertal, only the perpetuation of the current methods of forest management can ensure longer-lasting survival. We predict that the distribution of *E. ligea* in Baden-Württemberg will become concentrated exclusively on the high altitudes of the Black Forest, the Swabian Alb and the Adelegg within the following 50 years.

Measurems for the conservation and protection of *E. ligea* in Baden-Württemberg: *E. ligea* can be supported by similar measures as those suggested for *E. aethiops*. The opening up of the woodlands, the creation of broad wood-path fringes and the reintroduction of traditional forms of forest use are urgently required. Humid depressions and valleys are especially suitable. We recommend that *E. ligea* is recorded in the Red List and that it is grade as "endangered" because of the documented areal regression.

Conclusion

Reasons for the decline and the current distribution of the three *Erebia* species are explained best by the combined influences of climate factors and habitat changes. Depending on the physical region, these factors can vary in the value of their effects.

Whereas *E. ligea* is highly sensitive to climate change, *E. aethiops* usually reacts strongly to habitat deterioration. *E. medusa* adopts a medial position, both influencing values operating with similar strength.

Presumably, the illustrated conditions are alien to other insect species with boreo-montane or arctic-alpine distribution patterns and should also be considered with respect to areal regressions of these species.

2. Einleitung

2.1 Habitatbindung von Schmetterlingen

Obwohl Schmetterlinge mobile Tiere sind, besitzen viele Arten eine strenge Bindung an bestimmte Habitate. Generell gilt, dass Schmetterlingshabitate primär den Larvalstadien (Eier, Larven, Puppen) zu entsprechen haben, da diese deutlich spezifischer sind als die Imagines (THOMAS, J. A. & LEWINGTON 1991, CLARKE et al. 1997, THOMAS, J. A. et al. 1998, 2001, BOURN & THOMAS 2002, FARTMANN 2004).

Larvalhabitate müssen folgende Eigenschaften aufweisen, um eine erfolgreiche Entwicklung gewährleisten zu können (FARTMANN & HERMANN 2006, EICHEL & FARTMANN 2008):

- geeignetes Mikroklima
- Wirtspflanzen in phänologisch geeignetem Zustand und in ausreichender Menge
- einen geringen Konkurrenz-, Prädations- und Parasitendruck
- bei obligat myrmekophilen Arten eine ausreichende Dichte der spezifischen Wirtsameisen

Drei Schlüsselfaktoren bestimmen die Habitatbindung von Schmetterlingen: Habitatqualität, Flächengröße und Isolation (CLARKE et al. 1997, DENNIS & EALES 1997, HANSKI & GILPIN 1997, HANSKI 1998, 1999, THOMAS, J. A. et al. 2001, ANTHES et al. 2003, WALLISDEVRIES 2006, EICHEL & FARTMANN 2008). Das zugrunde liegende Prinzip für diese Schlüsselfaktoren ist die Metapopulationstheorie (siehe Kapitel 2.1.2).

2.1.1 Habitatqualität

Die Habitatqualität ist durch die Vegetationsstruktur, das herrschende Mikroklima sowie durch die Wirtspflanzenqualität und -quantität bestimmt.

Vegetationsstruktur

Die Vegetationsstruktur ist definiert durch die Höhe und Dichte der Pflanzendecke und ihre räumliche Verteilung. Sie steuert hierdurch Strahlungsumsatz, Beschattung, Temperatur und Luftfeuchtigkeit (FARTMANN & HERMANN 2006). Die Vegetationsstruktur wird ihrerseits maßgeblich von Art und Intensität des Störungsregimes geprägt (FARTMANN 2004, 2006). Der Begriff „Störung“ wird hierbei nach GRIME (2001) definiert als die Summe aller Mechanismen, die zur teilweisen oder vollständigen Zerstörung pflanzlicher Biomasse führen. Diese können eine natürliche Ursache haben - Brände, Windbruch, Überschwemmungen oder das Aufwühlen der Pflanzendecke durch Tiere - oder das Resultat menschlicher Nutzung durch Beweidung, Mahd oder Holzeinschlag sein. Störstellen eignen sich für Schmetterlinge exzellent als Reproduktionsorte, da sie häufig ein besonders günstiges Mikroklima aufweisen und über ein großes Angebot an leicht zugänglichen Wirtspflanzen verfügen (FARTMANN & MATTES 2003, FARTMANN 2004, FARTMANN & HERMANN 2006, GARCÍA-BARROS & FARTMANN 2009). Gerade die Habitate seltener und gefährdeter Schmetterlingsarten sind häufig durch Störungseinflüsse geprägt (THOMAS J. A. 1983, 1993, WEIDEMANN 1989, THOMAS, J. A. & MORRIS 1994, WARREN 1995, RAVENSCROFT & YOUNG 1996, HERMANN & STEINER 1998, DOLEK 2000, FARTMANN & MATTES 2003, FARTMANN 2004). In Großbritannien hängt beispielsweise das Vorkommen der beiden Schmetterlingsarten *Polyommatus bellargus* und *Thymelicus acteon* viel stärker von sich ändernder Vegetationsstruktur durch Störungen ab (in diesem Falle verursacht durch die Grabaktivitäten von Kaninchen) als von der Abundanz ihrer Wirtspflanzen (BOURN & THOMAS J. A. 2002). Für *Melitaea aurelia* im Diemeltal (Grenzgebiet östliches NRW zu Nordhessen) ist die spezifische Vegetationsstruktur, die für ein spezielles Mikroklima verantwortlich ist, limitierender als die Verfügbarkeit der Wirtspflanzen (EICHEL & FARTMANN 2008). Lebensräume von Schmetterlingen werden häufig anhand der von den Imagines besiedelten Strukturen beschrieben. Larvalhabitate spielen hierbei meist nur eine untergeordnete Rolle oder sind nur sehr ungenau beschrieben. Studien, die die Vegetationsstruktur hinsichtlich verschiedener biotischer und abiotischer Parameter (s. o.) exakt beschreiben, sind selten.

Mikroklima

Für die Auswahl von Eiablageplätzen spielt das Mikroklima eine herausragende Rolle (PETERSEN 1954, DENNIS 1983, THOMAS, J. A. 1983, SHREEVE 1986, VOGEL 1997, THOMAS, J. A. et al. 1998, BOURN & THOMAS, J. A. 2002, ROY & THOMAS, J. A. 2003, FARTMANN 2004, 2006, DOLEK 2006, ANTHES et al. 2008).

Es trägt außerdem maßgeblich zur Dauer der Embryonal- und Larvalentwicklung bei und hat großen Einfluss auf die Überlebensraten während der Entwicklung (DOLEK & GEYER 2000, ANTHES et al. 2003, DOLEK 2006, WALLISDEVRIES 2006).

Das Mikroklima wiederum ist von zahlreichen weiteren Faktoren wie Relief, Vegetationsstruktur, Ablagehöhe, Intensität und Dauer der Sonneneinstrahlung abhängig. Intensität und Dauer der Sonneneinstrahlung werden ihrerseits von Inklination und Exposition einer Fläche sowie der Horizontalabschirmung, z.B. durch Bäume, beeinflusst. Die klimatischen Ansprüche von Schmetterlingen werden oft aus makroklimatischen Gegebenheiten der Umgebung oder aus bevorzugten großflächigen Habitattypen abgeleitet, was zu Fehlinterpretationen führen kann. Es existieren nur wenige Studien, in denen das Mikroklima bestimmende Faktoren erfasst werden und die dadurch das hier herrschende Mikroklima weitaus exakter beschreiben.

Wirtspflanzen

Die Nahrung der Raupen muss aufgrund ihres rasanten Wachstums energiereich und gut verwertbar sein. Deshalb werden häufig nährstoffreiche Pflanzen und Pflanzenteile als Raupennahrung bevorzugt (PULLIN 1986, PORTER 1992, BOURN & J. A. THOMAS 1993). Außerdem sind vor allem die ersten Raupenstadien auf Nahrung angewiesen, die mechanisch und physiologisch leicht zu verwerten ist, etwa Blätter von zarten Kümmer- und Jungpflanzen (BINK 1986, PULLIN 1986, FARTMANN & HERMANN 2006). Neben diesem qualitativen Angebot an Wirtspflanzen muss auch eine ausreichende Menge an verwertbarem Pflanzenmaterial vorhanden sein, damit die Raupenstadien ihre Entwicklung abschließen können und nicht aufgrund eines Mangels an geeigneter Nahrung verhungern (ANTHES et al. 2003). Vor allem bezüglich der Wirtspflanzenwahl der Larvenstadien von Augenfaltern (Satyrinae) gibt es erhebliche Wissensdefizite. So ist weitgehend unklar, ob und warum bestimmte Wirtspflanzen in unterschiedlichen Lebensräumen oder Regionen präferiert werden.

2.1.2 Flächengröße und Isolation

Fast alle Schmetterlingsarten besiedeln spezifische Habitate, die durch die oben genannten Parameter definiert sind. Für die meisten Arten gilt auch, dass diese Habitate eine bestimmte Mindestgröße aufweisen müssen, um besiedelbar zu sein. Zu kleine Habitate können häufig nicht alle Bedürfnisse der jeweiligen Schmetterlingsart erfüllen. So können die geeigneten mikroklimatischen Bedingungen in den Larvalhabitaten nicht vorhanden sein oder Flugräume und Nahrungspflanzen für die Ansprüche der Imagines fehlen. Außerdem sind Populationen in kleinräumigen Habitaten einem erhöhten Extinktionsrisiko durch zufällige Ereignisse, wie z.B. einem Jahr mit extrem ungünstiger Witterung, ausgesetzt.

Die Habitatisolation ist eng mit dem Modell der Metapopulationstheorie verknüpft. Eine Metapopulation ist definiert durch eine Gruppe von Teilpopulationen, zwischen denen genetischer Austausch stattfindet. Einzelne Teilpopulationen können aussterben, andere durch Neu- bzw. Wiederbesiedlung entstehen (HANSKI & GILPIN 1997, HANSKI 1999). Es gibt zwei gegensätzliche Modelle der Metapopulationstheorie: Im klassischen Modell („Insel-Archipel-Modell“) von LEVINS (1970) wird von mehreren gleichgroßen Populationen ausgegangen, die identische Extinktionsraten besitzen. Vakante Habitate können von allen Teilpopulationen in gleichem Maße besiedelt werden. Dem gegenüber steht das „Festland-Insel-Modell“, das von einer großen Teilpopulation ausgeht, von der aus kleinere Habitate besiedelt werden (BOORMANN & LEVITT 1973). Zwischen diesen beiden Extrembeispielen bestehen alle Übergangsformen (HANSKI & C. D. THOMAS 1994).

Viele Schmetterlingsarten neigen dazu, derartige Metapopulationsstrukturen aufzubauen (HANSKI & C. D. THOMAS 1994). Dazu benötigen sie jedoch ein eng verknüpftes Netz geeigneter Habitate, die einen Austausch zwischen den Teilpopulationen ermöglichen, um die Extinktion einzelner Populationen kompensieren zu können. Ist der Isolationsgrad einer Population zu hoch, liegen also weitere

besiedelbare Habitate und Teilpopulationen zu weit entfernt, ist diese Population wesentlich anfälliger und von Extinktion gefährdet (HANSKI 1998, BAUERFEIND et al. 2008). Zum Beispiel kann *Melitaea aurelia* im Diemeltal (NRW) meist nur nahe gelegene Habitate besiedeln, während weiter entfernte - trotz Eignung - wegen eines zu hohen Isolationsgrades unbesiedelt bleiben (EICHEL & FARTMANN 2008).

Im Umkehrschluss können Verbreitungsbilder von Schmetterlingsarten auch Aufschluss über Vielfalt und Vernetzung von Habitaten in größeren Räumen (auf Landschaftsebene) geben. Außerdem können künstliche oder natürliche Barrieren, die besiedelbare Habitate voneinander trennen, eine Besiedelung trotz ausreichend kleiner Entfernung zueinander unmöglich machen (FISCHER et al. 1999, SCHMITT et al. 2000, BAUERFEIND et al. 2008). Beispiele hierfür sind stark befahrene Straßen, zusammenhängende Waldgebiete oder Siedlungen.

Über die Mobilität von Schmetterlingen liegen nur wenige Studien vor, da diese aufgrund der geringen Größe der Insekten von methodischen Schwierigkeiten geprägt sind. Viele Angaben dazu basieren deshalb auf Schätzungen, nur für einige Wanderfalterarten liegen detaillierte Informationen vor (s. SETTELE et al. 1999). Wenn die potentielle Mobilität der untersuchten Schmetterlingsarten nicht bekannt ist, können auch keine verlässlichen Angaben über ihre Verbreitung unter zukünftigen veränderten Klimabedingungen gemacht werden. SETTELE et al. (2008) modellieren deshalb Verbreitungsprognosen für Schmetterlinge unter den beiden Extremen der Ausbreitungsfähigkeit (keine und unbegrenzte Ausbreitungsfähigkeit) bei identischen Klimaszenarien, die zu stark unterschiedlichen Ergebnissen führen. Bei vielen Schmetterlingsarten ist nicht bekannt, wie klein ihre Habitate höchstens sein dürfen, sodass sich Teilpopulationen in ihnen auch längerfristig halten können. Außerdem ist aufgrund der fehlenden Kenntnisse zur Mobilität der Arten unbekannt, wie weit besiedelbare Habitate oder Teilpopulationen maximal voneinander entfernt sein dürfen, damit noch eine Neubesiedlung bzw. ein Austausch stattfinden kann.

2.2 Klimawandel

Eine anthropogene Klimabeeinflussung in Form eines Treibhauseffektes durch den vermehrten Ausstoß von CO₂ und weiteren klimawirksamen Gasen gilt mittlerweile als hinreichend belegt (IPPC 2007). Auch das Gefährdungspotential, dem schutzbedürftige Arten und Lebensräume durch den Klimawandel ausgesetzt sind, gilt heute als erwiesen (THOMAS, J. A. et al. 2004, SETTELE et al. 2008). In den letzten 100 Jahren hat sich die Jahresmittel-Temperatur weltweit um 0,7 °C erhöht (IPPC 2007). In Europa betrug der Anstieg sogar 0,95 °C (EEA 2008). Falls sich die Emission von Treibhausgasen fortsetzt, ist für die kommenden 100 Jahre im globalen Mittel ein Temperaturanstieg von 1,4-5,8 °C zu erwarten (IPCC 2007). Für Deutschland wurde ein ähnlicher Anstieg von 2,5-3,5 °C berechnet (UBA 2006). Der stärkste Erwärmungstrend wird hierbei für den Südwesten voraus gesagt (RÄISÄNEN et al. 2004). Dem Klimawandel wird sowohl in ökonomischer als auch in ökologischer Hinsicht ein großes Veränderungspotential für die Zukunft zugesprochen. Dies spiegelt sich im starken Anstieg wissenschaftlicher Publikationen zu diesem Thema wider (Web of Science® Database 2012). Nach Landnutzungsänderungen wird der Klimawandel als zweitwichtigste Ursache für Veränderungen in der Biodiversität angesehen (SALA et al. 2000). Eine große Anzahl von Untersuchungen belegt, dass der Klimawandel Veränderungen in Phänologie und Verbreitung von Tierarten hervorruft (z.B. CRICK & SPARKS 1999, PARMESAN et al. 1999, ROY & SPARKS 2000, BLAUSTEIN et al. 2002, FARTMANN et al. 2002, PARMESAN & YOHE 2003). Jüngste Hochrechnungen zur Abschätzung des Extinktionsrisikos für Tier- und Pflanzenarten aufgrund von Klimaänderungen in Mitteleuropa geben einen Rahmen von etwa 10-30 % des rezenten Artenbestandes an (BAKKENES et al. 2002, THOMAS, J. A. et al. 2004). Dies liegt vor allem daran, dass die erforderlichen Wanderungsgeschwindigkeiten der betroffenen Arten deutlich die in paläoökologischen Untersuchungen bisher beobachteten Geschwindigkeiten übersteigen und somit adäquate Habitate zum Teil selbst dann nicht besiedelt werden können, wenn solche verfügbar wären (MALCOLM et al. 2002). So prognostizieren HILL et al. (1999), dass das mäßig mobile Waldbrettspiel (*Pararge aegeria*) in Großbritannien nicht in der Lage sein wird, mit den Klimaänderungen Schritt zu halten. Zum gleichen Ergebnis kommen HICKLING et al. (2006) für verschiedene Tiergruppen, sogar bei solch mobilen Tieren wie Libellen. Einem besonderen Risiko sind kältebedürftige Arten mit (sub-)kontinentalem, borealem oder arktisch-alpinem Verbreitungsgebiet ausgesetzt (WALTHER et al. 2002, PARMESAN & YOHE 2003, FARTMANN & HERMANN 2006).

Ektotherme Tiere reagieren insbesondere am Rande ihrer Arealgrenzen besonders empfindlich auf klimatische Veränderungen (HILL et al. 1999, THOMAS, J. A. et al. 1999). Gerade Schmetterlinge sind aufgrund ihrer häufig spezifischen Lebensraumsprüche, die sie anfällig für veränderte Umweltbedingungen machen und ihrer hohen Mobilität beliebte Indikatoren zur Erforschung der Auswirkungen des Klimawandels. Deshalb sind Schmetterlinge nach den Vögeln die am besten untersuchte Tiergruppe bezüglich klimabedingter Prozesse (Web of Science® Database 2012).

2.2.1 Phänologische Veränderungen

Infolge des Klimawandels kommt es bei Pflanzen sowie bei verschiedenen Tiergruppen wie Vögeln, Amphibien, Libellen und auch Schmetterlingen zu massiven phänologischen Veränderungen (HUGHES 2000, PEÑUELAS & FILELLA 2001, WALTHER et al. 2002, HASSALL et al. 2007). Dies manifestiert sich etwa in jahreszeitlich früheren Beobachtungen, längeren Flugzeiten, Verschiebung der jahreszeitlichen Flugmaxima und Ausbildung zusätzlicher Generationen bei fakultativ bi- oder multivoltinen Arten (ROY & SPARKS 2000, STEFANESCU et al. 2003). Da das phänologische Auftreten einer Art eng an verschiedene Umweltparameter gekoppelt ist, verschieben sich auch Prädations- und Konkurrenzverhältnisse. Ein Beispiel dafür ist der Schlüsselblumen-Würfelfalter (*Hamearis lucina*), dessen Raupen an südexponierten Hängen keine ausreichenden Mengen ihrer Nahrungspflanze (*Primula veris*) mehr zu Verfügung stehen, da diese aufgrund der hohen Frühjahrs- und Sommertemperaturen vertrocknen. Konsequenterweise weicht die Art auf Westhänge aus, deren Lokalklima weniger heiß ist als das der Südhänge. Setzt sich die Klimaerwärmung jedoch fort, könnten auch diese Bereiche für den Falter ungeeignet werden. Ersatzlebensräume an Nord- oder Osthängen oder auf ebenen Flächen gibt es kaum, da diese meist bewaldet sind bzw. intensiv genutzt werden. Die Folge wäre ein massiver Lebensraumverlust für den Schlüsselblumen-Würfelfalter (FARTMANN 2004, 2005, 2006, ANTHERS et al. 2008).

In Nordostspanien reagieren Schmetterlinge aus der Unterfamilie der Satyrinae (Augenfalter) durch eine stärkere Verschiebung ihres phänologischen Auftretens auf den Klimawandel als Arten aus anderen Schmetterlingsfamilien. Durch die Klimaerwärmung verschiebt sich nicht nur die Flugperiode der Imagines, es kommt auch zu jahreszeitlich früheren Eiablagen. Dies bedeutet für die Larven, dass ihre Entwicklungszeit verlängert ist, da sie sich erst nach einer Winterruhe verpuppen und somit die Mortalitätsrate steigt. Dem wirken die Falter durch eine verzögerte Reifung der Ovarien und ein teilweise Inaktivitätsphase der Imagines im Sommer entgegen, wodurch sich die Eiablage wiederum zeitlich nach hinten verschiebt. So wird vermieden, dass das erste Larvenstadium längere Zeiten der Sommertrockenheit überstehen muss (GARCÍA-BARROS 1988, 2000, ROY & SPARKS 2000).

Ein weiteres, allgemein bekannteres Beispiel ist die klimabedingte Desynchronisation des Schlupfes der Jungvögel des Goldregenpfeifers und seiner wichtigsten Nahrungsquelle, der Schnaken (PEARCE-HIGGINS et al. 2005).

2.2.2 Arealveränderung

Die Klimaerwärmung hatte schon in den letzten Jahrzehnten einen erheblichen Einfluss auf die Verbreitung von Schmetterlingsarten. Es konnten sowohl latitudinale als auch altitudinale Verschiebungen festgestellt werden, die als Konsequenz klimabedingter Prozesse entstanden. Im Folgenden sollen einige Beispiele für derartige Arealveränderungen genannt werden:

Latitudinale Verschiebungen

Durch die Klimaerwärmung war es vielen Arten möglich, ihr Areal in Richtung Norden zu erweitern (PARMESAN et al. 1999). Dies konnte beim Kleinen Sonnenröschen-Bläuling (*Aricia agestis*) für Deutschland und England beobachtet werden (ASHER et al. 2001, THOMAS, C. D. et al. 2001, FARTMANN et al. 2002). Das Waldbrettspiel (*Pararge aegeria*) konnte sein Areal in England und Schottland Richtung Norden erweitern (PARMESAN et al. 1999, HILL et al. 2001), das gleiche gilt für den Kommafalter (*Hesperia comma*) (THOMAS, C. D. et al. 2001). Weitere Arealerweiterungen erfuhren der Große Feuerfalter (*Lycaena dispar*) in Tschechien und in Baden-Württemberg (KONVICKA et al. 2003, TRAUTNER & HERMANN 2008), der Kurzschwänzige Bläuling (*Cupido argiades*) in Baden-Württemberg und Bayern (EBERT et al. 2005, SAGE 2007) sowie der Ehrenpreis-Scheckenfalter (*Melitaea aurelia*) in Nordwestdeutschland (FARTMANN 2004).

Diesen positiven Beispielen zu latitudinalen Arealveränderungen stehen jedoch auch einige Negativbeispiele gegenüber. Viele Arten mit boreo-montaner Verbreitung müssen am Südrand ihrer Verbreitungsgebiete Gebietsverluste hinnehmen. Dies ist etwa für den wenig hitzetoleranten Schornsteinfeger (*Aphantopus hyperantus*) belegt, der zwar sein Areal Richtung Norden ausweiten konnte, im Süden jedoch Gebietsverluste hinnehmen musste (PARMESAN et al. 1999, HILL et al. 2002). Haben diese Arten erst einmal die Nordgrenze ihrer Kontinente erreicht, schrumpfen besiedelbare Areale unweigerlich, da sie nicht weiter nach Norden ausweichen können (HILL et al. 2002). Mögliche Szenarien bezüglich Arealveränderungen zu fast allen europäischen Schmetterlingsarten sind in SETTELE et al. (2008) nachzulesen.

Altitudinale Verschiebungen

Viele Schmetterlingsarten reagieren auf die Klimaerwärmung nicht (nur) durch eine latitudinale Veränderung ihres Verbreitungsgebietes, sondern besiedeln bevorzugt auch höhere Lagen. Dies ist zum Beispiel für das Landkärtchen (*Araschnia levana*) und den Baldrian-Scheckenfalter (*Melitaea diamina*) für Tschechien belegt. Beide Arten zogen sich seit den 1950er-Jahren in höhere Lagen der Mittelgebirge zurück (KONVICKA et al. 2003). In Großbritannien wurden bei den Tagfalterarten *Aricia artaxerxes*, *Erebia aethiops* und *Erebia epiphron* latitudinale und altitudinale Veränderungen beobachtet, die zumindest teilweise auf die Klimaerwärmung zurückgeführt werden konnten. So verschwand *Erebia aethiops* von etwa einem Viertel seiner ehemaligen Fundorte, was in den meisten Fällen auf die Klimaerwärmung zurückgeführt wurde. Außerdem rückte die südliche Verbreitungsgrenze der Art 70-100 km weiter in Richtung Norden (FRANCO et al. 2006). Bei zahlreichen weiteren boreo-montan oder kontinental verbreiteten Arten sind regressive Bestandsentwicklungen in tieferen bis mittleren Lagen zu beobachten, die nicht durch negative Veränderungen ihrer Lebensräume zu erklären sind. Im Gegensatz dazu sind Populationen dieser Arten in höheren Lagen noch deutlich stabiler. Wesentliche Gründe dafür dürften die zunehmende Atlantisierung und Mediterranisierung des Klimas sein, die höhere Wintertemperaturen und geringere Schneemengen mit sich bringen. So scheint es möglich, dass höhere Energieverluste der Überwinterungsstadien durch die milderen Wintertemperaturen zu höheren Mortalitätsraten führen sowie erhöhte Verpilzungs- und Parasitierungsraten zur Folge haben könnten (FARTMANN & HERMANN 2006). Ein weiteres zu beobachtendes Phänomen ist in diesem Zusammenhang das sogenannte *microclimatic cooling*. Hierbei führt die heutzutage gute Nährstoffversorgung der Böden in Kombination mit erhöhten Frühjahrstemperaturen dazu, dass die sich gut erwärmende Streuschicht schnell von frischem Grün überwachsen wird. Dadurch wird die nun unterliegende Streuschicht stark beschattet und kann sich nicht aufwärmen. Viele Raupen und Eier von Schmetterlingen, die in der Streuschicht überwintern, benötigen jedoch im Frühjahr eine sich ausreichend erwärmende Streuschicht, um ihre Entwicklung erfolgreich weiter führen zu können. So wurde in Gebieten mit hohen Stickstoffdepositionsraten und relativ hohen Winter- und Frühlingstemperaturen festgestellt, dass gerade Ei- und Raupenstadien-Überwinterer stärker zurückgehen als Puppen- und Imaginalüberwinterer (WALLISDEVRIES & VAN SWAAY 2006).

Generell scheint keine der bisher untersuchten Tiergruppen in der Lage zu sein, mit der Verlagerung der Isothermen der Jahresmitteltemperatur, die durch die globale Erwärmung verursacht ist, mithalten zu können (HILL et al. 1999, HICKLING et al. 2006). Viele Arten stellen spezifische Ansprüche an ihre Habitate, sind wenig mobil oder für sie besiedelbare Habitate sind aufgrund von Barrieren nur schwer zu erreichen. Arten mit geringem Ausbreitungspotential leiden am stärksten unter einer Fragmentierung ihrer Lebensräume. Deshalb wird sich der Klimawandel am stärksten auf hoch spezialisierte, stenotope Schmetterlingsarten auswirken, während mobile Generalisten eher weniger betroffen sein werden (PARMESAN et al. 1999, HILL et al. 2001, WARREN et al. 2001, HILL et al. 2002).

2.2.3 Änderung der Habitatpräferenzen

Durch veränderte Klimabedingungen, einhergehend mit Arealerweiterungen, können im Laufe der Zeit andere Habitattypen die Temperatur- und Feuchtigkeitsansprüche der jeweiligen Arten erfüllen (KINDVALL 1996, ROY & THOMAS, J. A. 2003, DAVIES et al. 2006). So wurde bei den südeuropäischen Populationen des Kommafalters (*Hesperia comma*) festgestellt, dass aktuell deutlich mehr Flächen unterschiedlicher

Exposition besiedelt werden, obwohl die Art in den 1980er-Jahren bevorzugt an Süd- und Südwesthängen lebte. Während derselben Zeit ging auch der mittlere Anteil offener Bodenflächen und damit der präferierten Eiablagestellen mit warmem Mikroklima zurück. Daraus konnte geschlossen werden, dass die warmen Mikrohabitate an Bedeutung verloren hatten (DAVIES et al. 2006). Modellrechnungen zeigten außerdem, dass durch die aktuell weniger spezifischen Lebensraumsprüche des Kommafalters die Fläche der potentiell geeigneten Habitate um das Doppelte anstieg (THOMAS, C. D. et al. 2001).

Ein Paradebeispiel für unterschiedliche Habitatpräferenzen in verschiedenen Klimazonen ist die thermophile Ameisenart *Myrmica sabuleti*. Während ihr Vorkommen am nördlichen Rand ihres Verbreitungsgebietes, im südlichen Großbritannien, auf die frühesten Sukzessionsstadien südexponierter Hänge mit sehr warmem Mikroklima angewiesen ist (THOMAS, J. A. 1991, 1993, CHERRILL & BROWN 1990a, b, 1992), besiedelt die Art in Zentralfrankreich verschiedene Lebensraumtypen, nicht aber südexponierte Hänge. Zwischen diesen beiden Extremen verläuft ein Kontinuum von Einflüssen durch Klima, Vegetationsstruktur, Relief und Höhenlage, das das Optimalhabitat dieser Ameisenart definiert.

2.3 Landnutzungswandel

Zahlreiche Insektenarten reagieren aufgrund ihrer kurzen Lebenszyklen, ihrer geringen Mobilität, ihrer Unfähigkeit längere, ungünstige Perioden in einem Dormanzzustand zu verbringen und vor allem aufgrund der Begrenztheit ihrer spezifischen ökologischen Nischen sehr empfindlich auf Umweltveränderungen (BOURN & THOMAS, J. A. 2002). Die Intensivierung der Landwirtschaft und der damit einhergehende Lebensraumverlust im vergangenen Jahrhundert kann als die wichtigste Gefährdungsursache für Schmetterlinge angesehen werden. Sie haben sich jedoch auch im Laufe der Jahrhunderte an die Landnutzung durch den Menschen angepasst und sind von extensiven Formen der Landnutzung abhängig. So entstehen Wiesenflächen, Heiden und Kahlschläge durch menschliche Nutzung und können nur durch die Aufrechterhaltung dieser vor der natürlichen Sukzession, die diese Flächen im Laufe der Jahre wieder in Wald verwandeln würde, bewahrt werden. Zahlreiche essentiell wichtige Habitate für Schmetterlinge würden verschwinden, wenn die Landnutzung komplett aufgegeben werden würde. Seit dem 2. Weltkrieg haben sich die Flächenanteile der Habitattypen sowie ihre Qualität gravierend geändert: Während die Anteile landwirtschaftlicher Nutzflächen und Waldflächen weitgehend konstant blieben, nahm der Anteil von Siedlungs- und Verkehrsflächen zu. Dafür wurde bei allgemein als wertlos betrachtetem Öd- und Unland ein Rückgang auf ein Fünftel der ehemaligen Fläche festgestellt (BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN 1958, BUNDESMINISTERIUM FÜR VERBRAUCHERSCHUTZ, ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT 2004).

2.3.1 Offenland

Die erst durch die Nutzung des Menschen entstandenen Wiesen und Weiden sind in ihren Flächenanteilen seit Ende des 2. Weltkriegs in etwa gleich geblieben (s.o.). Jedoch hat sich die Art und Weise sowie die Intensität der Nutzung seitdem sehr verändert. Es ist ein starker Anstieg der Düngung landwirtschaftlicher Nutzflächen zu verzeichnen (GATTER 2000, UMWELTBUNDESAMT 2006). Nicht zu vernachlässigen sind außerdem die atmosphärischen Stickstoffdepositionen von ca. 30 kg/ha pro Jahr (UMWELTBUNDESAMT 2006). Durch die Zunahme der Düngung und das damit verbundene bessere Wachstum der Pflanzen konnten ehemals extensiv bewirtschaftete ein- bis zweischürige Wiesen in Vielschnittwiesen und Weiden in Mähweiden umgewandelt werden. Die Klimaerwärmung trägt außerdem zu einer Verlängerung der Vegetationsperiode bei, sodass die Nutzung noch länger andauern und intensiver durchgeführt werden kann.

Im Gegensatz dazu geht der Anteil von Grenzertragsstandorten wie Magerrasen und Heiden, die von Meliorationsmaßnahmen verschont wurden, stark zurück. Große Einbußen mussten außerdem Hutungen, ertragsarme Weiden und Streuwiesen hinnehmen (FARTMANN 2006). Dies hängt vor allem mit dem Rückgang der finanziell nicht mehr lohnenswerten Ziegen- und Schafbeweidung zusammen. Bleibt diese aus, verbrachen die Flächen und fallen im Laufe der Zeit der natürlichen Sukzession zum Opfer (FARTMANN 2006). Während ehemals auf trockeneren Standorten die Vegetation durch intensive Wanderschärferei kurzrasig und mager gehalten wurde, wurden feuchtere Lebensräume einmal jährlich

im Spätsommer gemäht und das Mahdgut als Einstreu für eine Stallhaltung von Weidevieh im Winter verwendet (HÄRDTLE et al. 2004). Heutzutage wird eine extensive Wanderschäfferei durch Subventionen aufrechterhalten. Diese ist jedoch in ihrer Intensität keineswegs mit der früheren vergleichbar und führt daher meist zu einer längergrasigen, leicht verfilzten Vegetationsstruktur. Extrem kurzrasige und lückige Halbtrockenrasen, die essentielle Bedingung für das Vorkommen zahlreicher stark rückläufiger Tier- und Pflanzenarten sind, verschwinden aus dem heutigen Landschaftsbild.

Bei genauerer Betrachtung der Zusammensetzung des Dauergrünlandes fällt außerdem auf, dass der Anteil der Wiesen zurückgegangen ist. An deren Stelle treten vermehrt Weiden, deren Nutzung als intensive Dauerweiden ökologisch wenig wertvoll ist (BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN 1958; BUNDESMINISTERIUM FÜR VERBRAUCHERSCHUTZ, ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT 2004).

2.3.2 Wald

Die älteste Form der Waldnutzung war die Waldhude oder -weide, die in Mitteleuropa bereits seit der Jungsteinzeit betrieben wurde und bis zum 18. Jahrhundert andauerte (HÄRDTLE et al. 2004). Sie stellte eine wesentliche Existenzgrundlage der Bauern dar und diente der Ernährung der Haustiere, meist Schweinen oder Rindern. Dazu wurden die Tiere entweder ganzjährig oder während des Sommers in die Wälder getrieben. Durch den Verbiss entsteht auf lange Sicht eine parkartige Landschaft, da dieser die natürliche Verjüngung des Waldes verhindert (WEBER 1986, POTT 1988). In derart offenen Waldlandschaften finden vor allem Licht liebende Arten der Krautschicht gute Wuchsbedingungen (SPEIER 1994). Durch den dynamischen Wandel aufgrund des Verbisses entsteht ein Struktur- und Vegetationsmosaik aus Triftrasen, Staudensäumen, Waldresten und Gebüschzonen (HÄRDTLE et al. 2004).

Bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts wurde der Wald meist in Form von Niederwäldern bewirtschaftet. Hierbei verjüngen sich die Bäume nicht über Sämlinge, sondern über Stockausschlag (HÄRDTLE et al. 2004). Diese Art der Waldnutzung diente anfänglich vor allem der Brennholzgewinnung. Flächenhaft angewandt kommt sie einer schlagweisen Kahlschlagwirtschaft mit kurzer Umtriebszeit gleich (HÄRDTLE et al. 2004). Da die Niederwaldnutzung ausschließlich Schwachholz lieferte, ging man teilweise auch dazu über, einzelne Bäume als „Überhälter“ aus der Nutzung heraus zu nehmen, um sie etwa für den Häuser- oder Schiffsbau nutzen zu können (HÄRDTLE et al. 2004). Hieraus entwickelte sich die sogenannte Mittelwaldnutzung. Sowohl Nieder- als auch Mittelwaldnutzung begünstigen eine abwechslungsreiche und offene Waldstruktur, die Lebensraum für zahlreiche Licht liebende Waldarten bietet (TREIBER 2003).

In der modernen Forstwirtschaft ist die Hochwaldnutzung die mit Abstand häufigste Betriebsart, da sie rentabler ist und mehr Wertholz liefert (HÄRDTLE et al. 2004). Hierzu ist vor allem die Plenterwaldwirtschaft zu rechnen. Hierbei kommt es durch Einzelstammentnahme zu stufig aufgebauten Wäldern mit Bäumen aller Altersklassen nebeneinander (HÄRDTLE et al. 2004). Großflächige Kahlschläge wurden aufgrund ökologischer Gesichtspunkte unter anderem in Deutschland verboten, da sie dem Bild einer naturnahen Waldwirtschaft widersprechen (JOHANN 1992, HEISS 1994).

Also hat sich trotz fast gleich bleibender Waldanteile die Bewirtschaftungsform der Wälder erheblich auf Kosten zahlreicher Tier- und Pflanzenarten geändert. Traditionelle Waldbewirtschaftungsformen wie Nieder- und Mittelwaldwirtschaft oder Waldhude wurden eingestellt. An ihre Stelle trat die Umwandlung in geschlossene Hochwälder mit langen Umtriebszeiten (FARTMANN 2006). Diese dunklen Wälder zeichnen sich trotz der Klimaerwärmung durch ein kühleres Bestandsklima während der Vegetationsperiode und milderes Klima während des Winters aus. Die Temperaturextreme sind also deutlich abgemildert (GATTER 2000). Dies führt zu einer Atlantisierung des Waldinnenklimas. Da größere Kahlschläge gesetzlich verboten sind (s. o.) und Brände in neuerer Zeit wegen der nahezu perfekten Feuerbekämpfung keine Rolle mehr spielen, entstehen Störstellen in Wäldern nur noch unregelmäßig durch Stürme wie „Wiebke“ im Jahr 1990 oder „Lothar“ im Jahr 1999 (GATTER 2000). Zahlreiche Schmetterlingsarten sind jedoch gerade von lichten Wäldern und größeren Offenstellen innerhalb des Waldes abhängig und werden in Deutschland durch die aktuelle Bewirtschaftungsform an den Rand des Aussterbens gebracht. Hierzu zählen etwa das Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*), der Eschen-Scheckenfalter (*Euphydryas maturna*), der Gelbringfalter (*Lopinga achine*), der Braune Eichen-Zipfelfalter (*Satyrus ilicis*) oder das Platterbsen-Widderchen (*Zygaena osterodensis*) (WARREN & THOMAS, J. A. 1992, THUST et al. 2001, TREIBER 2003). Auf die durchaus wichtige und positive ökologische Bedeutung von

Kahlschlägen und die negativen Folgen der Hochwaldnutzung soll unter Punkt 5.2.6 genauer eingegangen werden.

2.4 Anpassung von Naturschutzmaßnahmen an den Klimawandel

Für die Zukunft wird es wichtig sein, dass die vielfältigen Auswirkungen des Klimawandels in die Planung von Naturschutzmaßnahmen einbezogen werden. Für ein optimales Management von Lebensraum- und Artenschutzmaßnahmen sind genaue Kenntnisse darüber erforderlich, wie eine Art auf den Klimawandel reagiert. Neben Temperaturänderungen sind auch distinkte Änderungen im Wasserhaushalt (Menge, Intensität und Variabilität der Niederschläge, Grundwasser-Flurabstände) und in der Häufigkeit des Auftretens von extremen Wetterereignissen - Stürme, Hochwasser, Dürren und Perioden mit häufigen Frostwechseln - zu erwarten. Diese Faktoren dürften einen wichtigen Einfluss auf Artenzusammensetzung und Dominanzstrukturen innerhalb von Biozönosen haben. Durch die zu erwartenden Arealverschiebungen rücken Habitatvernetzung und Metapopulationsstrukturen mehr in den Mittelpunkt des Naturschutzes. Ökologische Zusammenhänge müssen großräumiger betrachtet und die aktuellen Wertesysteme und Leitbilder des Naturschutzes unter veränderten Klimabedingungen kritisch hinterfragt werden.

Der Klimawandel kann außerdem die Ansiedlung und Ausbreitung von Neophyten und Neozoen begünstigen (BADECK et al. 2007, PETERMANN et al. 2007, JESSEL 2008). In diesem Themenbereich besteht trotz zahlreicher Studien zur Auswirkung von Klimaänderungen noch erheblicher Forschungsbedarf. Die Effekte komplexer Interaktionen zwischen anthropogenen Einflüssen (Klimawandel, Landnutzungsänderungen, atmogene Stickstoffeinträge) und natürlichen Standortbedingungen, Vegetation und Tierwelt sind noch weitgehend unbekannt. Diese indirekten Auswirkungen anthropogener Veränderungen sollten, neben den direkten Auswirkungen eines stärker atlantischen/mediterranen Klimas, bei der Entwicklung von Anpassungsstrategien an sich wandelnde klimatische Bedingungen eine wichtige Rolle spielen (HILL et al. 2001, WALLISDEVRIES & VAN SWAAY 2006).

2.5 Untersuchte Schmetterlingsarten

Die in dieser Promotionsarbeit untersuchten Schmetterlingsarten *Erebia medusa*, *Erebia aethiops* und *Erebia ligea* eignen sich sehr gut als Indikator- und Zielarten des Naturschutzes in Zeiten des Klimawandels, da sie an boreo-montane Klimate angepasst sind. Die holarktische Gattung *Erebia* (Familie: Nymphalidae, Unterfamilie: Satyrinae) besteht aus etwa 90-100 meist braun oder schwarz gefärbten Arten, die allgemein sehr gut an kalte Klimate angepasst sind. Viele dieser Arten sind deshalb - oftmals endemisch - in montanen und alpinen Lagen verbreitet, so z.B. in den Alpen, den Rocky Mountains oder in kontinentalen bis arktischen Regionen Zentralasiens. Möglicherweise beinhaltet die Gattung zahlreiche reliktsche Eiszeitarten (ALBRE et al. 2008). Es wird vermutet, dass viele der sehr ähnlichen Arten eigene evolutive Linien darstellen (WARREN 1936). So kommen in den Alpen etwa 30 Arten der Gattung *Erebia* vor, einige von diesen sind endemisch für das Alpengebiet (TOLMAN 2001, SONDEREGGER 2005).

In Deutschland (außerhalb des Alpenraumes) leben mit *Erebia ligea*, *Erebia euryale*, *Erebia aethiops*, *Erebia medusa* und *Erebia meolans* insgesamt fünf Arten der Gattung. Ihre Verbreitung ist meist eher auf die südlichen Bundesländer konzentriert, obwohl auch der fennoskandische Raum wieder zum Verbreitungsgebiet mehrerer Arten gehört (SETTELE et al. 2009).

Drei Arten der Gattung *Erebia* könnten im Kontext des Klimawandels besonders interessant sein und damit auch als Indikatorarten klimainduzierter Einflüsse auf die heimische Wirbellosenfauna dienen. Im Einzelnen handelt es sich hierbei um *Erebia medusa* (Rundaugen-Mohrenfalter), *Erebia aethiops* (Graubindiger Mohrenfalter) und *Erebia ligea* (Weißbindiger Mohrenfalter). SETTELE et al. (2008) schätzen diese als durch Klimaerwärmung gefährdet ein und prognostizieren für die Zukunft massive Rückgänge bis hin zum kompletten Verschwinden im Bezugsraum Baden-Württemberg aufgrund veränderter klimatischer Bedingungen innerhalb ihrer derzeitigen Areale.

E. medusa und *E. aethiops* sind (bzw. waren) in Deutschland auch außerhalb der Mittelgebirgslagen verbreitet, unterlagen hier jedoch während der letzten 20 Jahre besonders starken Bestandsrückgängen.

Erebia medusa ist die derzeit noch am weitesten verbreitete Art der Gattung in Deutschland und auch in Baden-Württemberg (EBERT 2005, SETTELE et al. 2009). Hier werden alle Naturräume besiedelt, vor allem auf der Schwäbischen Alb und im Schwarzwald ist sie noch weit verbreitet. In allen anderen Naturräumen gehen die Bestände dagegen schon seit längerer Zeit zurück (EBERT & RENNWALD 1991b), in der jüngeren Vergangenheit zum Teil drastisch. So ist *Erebia medusa* mittlerweile aus dem ehemals flächendeckend besiedelten Schönbuch nahezu komplett verschwunden (HERMANN in litt.). Aktuell wird die Art landesweit noch auf der Vorwarnliste geführt, für das Neckar-Tauberland und Oberschwaben gilt sie als gefährdet (EBERT et al. 2005). Deutschlandweit steht *E. medusa* auf der Vorwarnliste (PRETSCHER 1998, SETTELE et al. 2009), auf europäischer Ebene ist sie als gefährdet einzustufen (VAN SWAAY & WARREN 1999). In der Schweiz ist *E. medusa* im tieferen Mittelland auf kleine Populationen zurückgedrängt worden, im Jura zeigt die Art ebenfalls starke Populationsrückgänge (SONDEREGGER 2005).

E. medusa bevorzugt magere Offenlandbiotope mit gut besonnener, grasstreureicher Brachevegetation. Typische Habitate sind brachgefallene oder nur selten gemähte bzw. beweidete Halbtrockenrasen, selten gemähte Straßenbankette (Albvorland, Schwäbische Alb) sowie einschürige, brachgefallene Streuwiesen wechsellückiger Standorte, Riedwiesen und Hochmoorränder (EBERT & RENNWALD 1991b, SONDEREGGER 2005, SETTELE et al. 2009) (vgl. Tab. 2.1).

Oben genannte besonnene, grasstreureiche, dicht- und hochwüchsige Brachevegetation bildet auch das Larvalhabitat, wenn darin dünnblättrige *Festuca*-Arten wie Schafschwingel (*Festuca ovina*) oder Rotschwingel (*Festuca rubra*) vorkommen (FARTMANN 2004, SONDEREGGER 2005, HERMANN in litt.). Erwähnung als Raupennahrung findet außerdem regelmäßig die Aufrechte Trespe (*Bromus erectus*) (EBERT & RENNWALD 1991b, SONDEREGGER 2005, SETTELE et al. 2009).

In Norddeutschland fehlt *E. aethiops* in weiten Teilen, noch vorhandene Populationen sind häufig akut vom Aussterben bedroht, bundesweit gilt die Art als gefährdet (LEOPOLD 2007, SETTELE et al. 2009). Die Vorkommen von *E. aethiops* sind in Baden-Württemberg auf einige Regionen des Neckar-Tauberlandes (Tauberland, Alb-Wutach-Gebiet, Baar, Schönbuch), der Schwäbischen Alb, der (westlichen) Oberen Gäue, der Oberrheinebene und Oberschwaben beschränkt (EBERT & RENNWALD 1991b). Auch diese Art weist außerhalb der Mittelgebirge eine eindeutig regressive Bestandsentwicklung auf und wurde in der aktuellen Roten Liste Baden-Württembergs von der Vorwarnliste (EBERT & RENNWALD 1991b) in die Kategorie gefährdet erhoben (EBERT et al. 2005). Sie gilt derzeit außerhalb der Schwäbischen Alb in allen Naturräumen Baden-Württembergs als gefährdet. In der Schweiz wird *E. aethiops* als häufigste Art der Gattung eingeschätzt, jedoch ist sie auch hier im tieferen Mittelland beinahe ausgestorben und im Jura und höheren Mittelland deutlich im Rückgang (SONDEREGGER 2005).

E. aethiops besiedelt Lichtungen und Schneisen, licht stehende Baumbestände (z.B. lockere Kiefernwälder) und äußere Wald-Offenlandökotone mit meist ungenutzten, grasstreureichen, mäßig bis gut besonnenen Gräserfazies (EBERT & RENNWALD 1991b, SONDEREGGER 2005, LEOPOLD 2007, SETTELE et al. 2009, HERMANN in litt.) (vgl. Tab. 2.1). Hierzu zählen beispielsweise brachgefallene Halbtrockenrasen im Wald oder in direkter Waldnähe (Schwäbische Alb, Ostrand des Schwarzwaldes) sowie magere Pfeifengraslichtungen (Albvorland, Oberschwaben). Die oben genannten Gräserfazies bilden auch die Larvalhabitate; hier fressen die Raupen bevorzugt an Fiederzwenke (*Brachypodium pinnatum*), seltener auch an Pfeifengrasarten (*Molinia caerulea* und *M. arundinacea*) (LEOPOLD 2007, R. BOLZ, schriftl., HERMANN in litt.). In der Schweiz wurde *E. aethiops* an elf weiteren Wirtsgräsern im Freiland beobachtet (SONDEREGGER 2005).

Als Nektarpflanzen bevorzugt *E. aethiops* violett blühende Arten wie Acker- und Sumpfkatzdistel, Wald-Witwenblume oder Wiesen-Flockenblume (EBERT & RENNWALD 1991b).

Außeralpine Lebensräume von *E. ligea* stellen in Deutschland höhere Lagen der Mittelgebirge dar, so der Schwarzwald, die Schwäbische und Fränkische Alb oder der Bayerische Wald. Im Bundesland Baden-Württemberg besiedelt *Erebia ligea* den südlichen Schwarzwald, weite Teile der Schwäbischen Alb und Oberschwaben; aus dem nördlichen Schwarzwald und dem Albvorland lagen bereits zu Beginn der 1990er-Jahre kaum noch aktuelle Nachweise vor (EBERT & RENNWALD 1991b). Ein isoliertes Vorkommen bestand dagegen noch im Naturraum Schönbuch & Glemswald, das letztmalig im Jahr 1995 bestätigt

werden konnte (HERMANN in litt.). *E. ligea* wurde aufgrund der regressiven Bestandsentwicklung (vor allem in den tiefer gelegenen Regionen des Landes) in die Vorwarnliste aufgenommen, in den Naturräumen Neckar-Tauberland und Oberschwaben gilt sie als gefährdet (EBERT et al. 2005). In der Schweiz ist die Art ebenfalls aus den Wäldern des tieferen Mittellandes völlig verdrängt worden (SONDEREGGER 2005).

E. ligea lebt häufig auf Lichtungen, Schlagfluren, Blockhalden und Saumbiotopen mit grasiger, blumenreicher Brachevegetation in der Nähe montan getönter, kühler Wälder (EBERT & RENNWALD 1991b, SONDEREGGER 2005, SETTELE et al. 2005, HERMANN in litt.) (vgl. Tab. 2.1). Larvalhabitate von *E. ligea* sind aus Deutschland bisher kaum bekannt. Vermutlich werden mäßig produktive, dichtwüchsige und streureiche, leicht durch Gebüsch überschirmte, also teilbeschattete Gräserfazies mäßig feuchter bis trockener Standorte bevorzugt (HERMANN in litt.). In der Schweiz entwickeln sich die Raupen vorwiegend im Waldesinnern oder am Waldrand unter weitausladenden Fichtenästen (SONDEREGGER 2005). Wie zum Larvalhabitat liegen auch zur Raupennahrung keine Angaben aus Baden-Württemberg vor. Aus anderen Regionen Deutschlands und aus der Schweiz werden magere Gräser wie Rot-Schwingel (*Festuca rubra*), Aufrechte Tresse (*Bromus erectus*), Dreizahn (*Danthonia decumbens*) und an mageren Standorten Pfeifengras (*Molinia spec.*) und Reitgras-Arten (*Calamagrotis spp.*) genannt (SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ 1987, WEIDEMANN 1988). Unklar bleibt bei diesen Quellen, ob es sich um Freilandbeobachtungen oder Raupenzuchten handelte. Verlässlich ist jedoch die Nennung von Waldsegge (*Carex sylvatica*) und Blaugras (*Sesleria coerulea*) als in der Schweiz im Freiland beobachtete Wirtsgräser (SONDEREGGER 2005).

Analog zu *E. aethiops* bevorzugen die Imagines von *E. ligea* violette Köpfchen- und Scheibenblumen als Nektarpflanzen (EBERT & RENNWALD 1991b).

Der Rückgang der in Deutschland verbreiteten *Erebia*-Arten lässt sich nur teilweise durch schwindende Lebensräume erklären. Berücksichtigt man die Verbreitung der Arten weltweit oder auch regional in Baden-Württemberg, ihre Anpassung an aride und kühle Klimate sowie ihr Verschwinden in klimabegünstigten Regionen liegt der Schluss nahe, dass die regressive Bestandsentwicklung der baden-württembergischen *Erebia*-Arten (auch) eine Folge der rezenten Klimaerwärmung der letzten Jahrzehnte sein könnte (vgl. auch FARTMANN & HERMANN 2006). So trifft auf alle Arten zu, dass die wärmebegünstigte nördliche Oberrheinebene gänzlich unbesiedelt blieb oder - im Falle von *Erebia medusa* - bereits vor 1950 als Areal aufgegeben werden musste (EBERT & RENNWALD 1991b). Vor allem Populationen im Albvorland und im Nordschwarzwald haben in den letzten Jahrzehnten dramatische Bestandseinbrüche hinnehmen müssen oder sind bereits seit längerem erloschen. So fällt im Abgleich der Verbreitungskarten bei EBERT & RENNWALD (1991b) mit neueren Untersuchungsergebnissen insbesondere auf, dass sich die Bestände dieser Arten in den Mittelgebirgslagen zum Teil noch gut behauptet haben, während außerhalb dieser „Kälteinseln“ besonders starke Rückgänge zu verzeichnen sind oder inzwischen überhaupt keine Vorkommen mehr bestehen.

Tab. 2.1: Ökologie der zu untersuchenden Schmetterlingsarten

	<i>Erebia medusa</i>	<i>Erebia aethiops</i>	<i>Erebia ligea</i>
Verbreitung global	paläarktisch ^{1, 3, 7, 8}	paläarktisch ^{1, 2, 7, 8}	paläarktisch ^{1, 7, 8}
vertikal	montane Stufe ^{1, 3, 4, 7, 8}	montane Stufe ^{1, 2, 4, 7, 8}	montane Stufe ^{1, 4, 7, 8}
Vorkommen in Baden-Württemberg	Alle Naturräume, nur in der nördlichen Oberrheinebene fehlend ^{1, 4, 9}	Südliche Oberrheinebene, Neckar-Tauberland, Schwäbische Alb und Oberschwaben ^{1, 4, 9}	Schwarzwald, Teile des Neckar-Tauberlandes, Schwäbische Alb und Oberschwaben ^{1, 4, 9}
Phänologie	Univoltine Frühjahresart ^{1, 3, 7, 8} Überwinterung im Larvenstadium ^{1, 3, 4, 7, 8}	Univoltine Hoch- und Spätsommerart ^{1, 2, 7, 8} Überwinterung im Larvenstadium ^{1, 2, 4, 7, 8}	Univoltine Hochsommerart ^{1, 7, 8} Überwinterung im Larvenstadium, zweijähriger Entwicklungszyklus ^{1, 4, 5, 7, 8}
Typische Habitate	Magere, extensiv genutzte oder brachliegende Grünlandgesellschaften ^{1, 3, 4, 7, 8}	Lichtwaldstrukturen ^{1, 2, 4, 7, 8} Magere Wald-Offenland-Ökotone ^{1, 2, 4}	Saumbiotop in kühlen, montan geprägten Wäldern ^{1, 4, 7, 8}
Wirtspflanzen	In Mitteleuropa hauptsächlich <i>Festuca ovina</i> agg. und <i>Festuca rubra</i> agg. ^{1, 3, 4, 6, 7, 8}	In Baden-Württemberg hauptsächlich <i>Brachypodium pinnatum</i> und <i>Molinia caerulea</i> ^{1, 4}	Aus Baden-Württemberg unbekannt ^{1, 5} In der Schweiz <i>Carex sylvatica</i> und <i>Sesleria coerulea</i> ⁷
Eiablage	Einzel in Bodennähe an Blätter und Blütenstände ^{3, 4} An besonders trockenen oft etwas erhöhten Stellen ⁷	Meist einzeln an Grasblättern und -halmen ²	Einzel in Bodennähe ⁵ Möglicherweise im lichten Waldesinneren ^{4, 5}
Schlüsselfaktoren im Larvalhabitat	Geschlossene Vegetationsdecke ^{3, 4, 7} Frisches bis feuchtes und warmes Mikroklima ^{3, 7}	Knieshohe Grasflur mit mächtiger Altgrasaufgabe ^{2, 4} Kleinstäumiger Wechsel von Sonnen- und Schattenflecken ^{2, 4}	Aus Baden-Württemberg unbekannt ¹
Bedeutung von Störungen	Gering ^{3, 4, 7}	Mittel ^{1, 2, 4, 7}	Mittel ^{1, 4, 7}
Mobilität	Vermutlich standortstreu ⁶	Vermutlich standortstreu ⁶	Vermutlich standortstreu ⁶
Metapopulationsstruktur	Ausgeprägt („Festland-Insel-Typ“) ³	Ausgeprägt („Festland-Insel-Typ“) ⁶	Ausgeprägt („Festland-Insel-Typ“) ⁶
Rezente Arealodynamik	In ganz Deutschland Rückzug aus collinen in montane Lagen ^{1, 3, 4, 8, 9}	In ganz Deutschland Rückzug aus collinen in montane Lagen ^{1, 2, 4, 8, 9}	In ganz Deutschland Rückzug aus collinen in montane Lagen ^{1, 4, 8}

¹EBERT & RENNWALD 1991b, ²LEOPOLD 2007, ³FARTMANN (2004), ⁴HERMANN (in litt.), ⁵SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ (1987),

⁶BINK (1992), ⁷SONDEREGGER (2005), ⁸SETTELE et al. (2009), ⁹EBERT et al. (2005).

2.6 Zielsetzung

2.6.1 Ökologie der Zielarten – Arbeitshypothesen

Ausgehend von den bisherigen Kenntnissen zur Ökologie dieser Arten wurden folgende Hypothesen entwickelt:

Klimabedingte Prozesse:

- **Hypothese 1 (→ Arealodynamik):** Die Verbreitung aller drei *Erebia*-Arten beschränkt sich weitgehend auf die Schwäbische Alb und nahe gelegene „Kälteinseln“, obwohl geeignete Lebensräume in allen Naturräumen in ausreichender Zahl zu finden sind. Der Rückgang der Arten in anderen Naturräumen ist nicht nur durch eine Veränderung der Lebensräume bedingt, sondern auch auf die fortschreitende Klimaerwärmung zurückzuführen.
- **Hypothese 2 (→ Metapopulationsstrukturen):** Alle drei Arten weisen ausgeprägte Metapopulationsstrukturen auf. Unbesiedelte Habitate, deren Entfernungen zu besiedelten Habitaten über einem artspezifischen Grenzwert liegen, können trotz potentieller Eignung nicht kolonisiert werden.
- **Hypothese 3 (→ Habitatpräferenzen):** Es gibt einen eindeutigen Trend zur Bevorzugung lokalklimatisch kühlerer Habitate, der durch die Klimaerwärmung bedingt ist. Die Eignung von Habitaten lässt sich anhand verschiedener Parameter (Inklination, Exposition, Vegetationsstruktur) exakt bestimmen.
- **Hypothese 4 (→ Einfluss der Winterkälte):** Die winterlichen Temperaturen haben bei allen drei Arten einen signifikanten Einfluss auf Wachstums- und Überlebensraten der überwinternden Raupen. Höhere Wintertemperaturen und häufige Frostwechsel wirken sich negativ auf die Überlebensraten aus, da diese die Stoffwechselaktivität während der Ruhephase erhöhen und so zu herabgesetzter Vitalität führen.

Einfluss der Nutzungsweise:

- **Hypothese 5 (→ Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen):** Fortgeschrittene Sukzession auf Sturmflächen und Kahlschlägen sowie die Hochwaldnutzung führen zur Verdrängung der *Erebia*-Arten. Ihre Vorkommen bleiben auf frühe Sukzessionsstadien beschränkt. Intensive Nutzung von Magerrasen und Streuwiesen führt zur Verdrängung von *Erebia medusa*.

2.6.2 Managementempfehlungen

Die gewonnenen Erkenntnisse zu den Reaktionen der drei *Erebia*-Arten auf den Klimawandel und auf Nutzungsformen sollen dazu beitragen, Maßnahmen zum Schutz dieser Arten den klimatischen Rahmenbedingungen anzupassen. Es sollen raumkonkrete Empfehlungen zu Erhalt und Neuschaffung geeigneter Flächen sowie zur anzustrebenden Habitatvernetzung erarbeitet werden. Hierdurch können neben den Mohrenfaltern auch weitere, auf lichte Wälder und Sturmflächen angewiesene Arten profitieren.

3 Material und Methoden

Um die im vorigen Kapitel vorgestellten Arbeitshypothesen überprüfen zu können, wurden die aktuelle Verbreitung, die ökologischen Ansprüche, die Abhängigkeit von Störungen und die Metapopulationsstrukturen der drei *Erebia*-Arten ermittelt. Dazu wurden mehrjährige Freilanduntersuchungen, Zucht- und Überwinterungsversuche mit Larvalstadien sowie Analysen von Klimadaten durchgeführt. Die hierdurch gewonnenen Erkenntnisse sind auf andere Vorkommen der drei Arten in subatlantischen Gebieten Mitteleuropas übertragbar.

3.1 Hypothese 1: Arealodynamik

Ob die vermuteten Arealänderungen wirklich stattgefunden haben, wurde anhand von Präsenz-Absenz-Kartierungen der Imagines geklärt. In einem vorbereitenden Schritt wurden für *E. medusa* sowie für das Artenpaar *E. aethiops* und *E. ligea* 20 TK-Messtischblätter ausgewählt, die einerseits der (ehemaligen) Verbreitung nach EBERT UND RENNWALD (1991b) entsprachen und andererseits verschiedene Naturräume und Klimazonen umfassten. Ein Schwerpunkt wurde hierbei auf die vermuteten Ausdünnungszonen der Verbreitung der Arten im Albvorland und in Oberschwaben gelegt, wohingegen die noch gut besiedelte Schwäbische Alb in einem dünneren Band von Messtischblättern überquert wurde. Jedes Messtischblatt wurde in vier gleichgroße Quadranten (4 x 4 km) unterteilt und in jedem dieser Quadranten wurden jeweils mindestens vier potentielle Lebensräume für *E. medusa* bzw. für *E. aethiops*/*E. ligea* ermittelt. Auf diese Weise wurden in der ersten Vegetationsperiode (2009) in jedem Messtischblatt mindestens 16 und insgesamt pro Art über 320 potentielle Habitate in jeweils 20 Messtischblättern untersucht. Die Habitate wurden auf Grundlage des Metapopulationskonzeptes ausgewählt (HANSKI 1999) und sollten auch für wenig mobile Arten wie Falter der Gattung *Erebia* (vgl. SETTELE et al. 1999) erreichbar sein, damit eine Nichtbesiedelung aus Isolationsgründen ausgeschlossen werden kann. Für jedes Messtischblatt existiert mindestens ein bestätigter Fundort aus neuerer Zeit (nach 1980). Wo ehemalige und aktuelle Fundorte bestehen, wurden diese als Untersuchungsflächen mit einbezogen. Die Ermittlung geeigneter Habitate geschah auf Basis des Freeware-Programms Google Earth (© Google 2012) sowie der analogen und digitalen topographischen Karten von Baden-Württemberg (TOP 25, Geogrid Viewer © Landesvermessungsamt Baden-Württemberg 1996-2001) und dem online verfügbaren Kartenprogramm der LUBW (Landesanstalt für Umwelt Baden-Württemberg). Mit Google Earth konnten sowohl Lichtungen, Kahlschläge, Sturmwurfflächen und lichte Waldbereiche als auch magere, extensiv genutzte Offenlandhabitate ausfindig gemacht werden. Mithilfe des Kartenprogramms der LUBW konnte gezielt nach Magerrasen (nach Habitatkartierung auf Basis der § 32-Biotopenliste; LUBW 2012) gesucht werden. Von anderen Schmetterlingsarten ist bekannt, dass sich die Habitate von Larven und Imagines nicht oder nur teilweise überlappen (DENNIS et al. 2006). Dies trifft jedoch zumindest auf *E. medusa* und *E. aethiops* nicht zu, die Flugplätze der Imagines beinhalten auch fast immer die typischen Larvalhabitate (FARTMANN 2004, HERMANN in litt.). Deshalb ist in diesem speziellen Fall eine Auswahl der Habitate auf Grundlage der Ansprüche der Imagines ausreichend und zielführend.

Zu den Flugzeiten der Arten (*E. medusa*: Mai-Juni; *E. aethiops* und *E. ligea*: Juli-August) wurden alle ausgewählten Flächen mindestens einmal bei günstiger Witterung kontrolliert. Konnte eine Art in einem potentiell geeigneten Habitat bei der ersten Begehung nicht nachgewiesen werden, erfolgte mindestens eine weitere Begehung während der darauffolgenden Jahre. Die Freilanduntersuchungen wurden innerhalb von vier Vegetationsperioden (2009, 2010, 2011, 2012) durchgeführt. Im ersten Jahr konnte durch die Begehung der jeweils 320 potentiellen Habitate ein grober Überblick über die Verbreitung und die Lebensraumanprüche der Arten gewonnen werden. Während der zweiten Vegetationsperiode wurde gezielt an aus der Literatur belegten Fundorten in Baden-Württemberg außerhalb der Hauptverbreitungsgebiete gesucht, um ein möglichst aktuelles und das Bundesland abdeckendes Verbreitungsbild der Arten zu erhalten. In der dritten und vierten Vegetationsperiode wurden die Verbreitungsanalysen in ausgewählten Regionen fortgeführt und die Falter über längere Zeit in den Flughabitaten beobachtet, um Aufschluss über elementare ökologische Aspekte der Arten zu erhalten (z.B. Eiablagen, Wirtspflanzen).

Aus den gewonnenen Präsenz-Absenz-Daten wurden auf Grundlage des Erfassungsprogramms „Insect IS“ (MS-Access-basiertes Arterfassungsprogramm von Gerald Seiger (Kraupa), Kartengrundlage mit

freundlicher Genehmigung der LUBW) Punkt-Verbreitungskarten erstellt. Diese wurden in der Folge mit Verbreitungskarten früherer Erhebungen (EBERT UND RENNWALD 1991b) und der Online-Fortführung (www.schmetterlinge-bw.de) verglichen. Auf diese Weise war es möglich, rezente Arealveränderungen nachweisen zu können.

Um Aussagen über die Gründe für eventuelle Arealveränderungen machen zu können, wurden die Habitatstrukturen von Standorten (beschreibende Parameter s. Hypothese 3), die von den Faltern noch aktuell besiedelt sind, mit denjenigen verglichen, die bereits seit längerer Zeit vakant sind. Auf diese Weise lassen sich Aussterbeprozesse, die durch Nutzungsänderungen bedingt sind, von klimatisch bedingten Prozessen unterscheiden.

Um letztendlich einen kausalen Zusammenhang zwischen Aussterbeprozessen und Klimaerwärmung herstellen zu können, wurden die bei den Begehungen erhobenen Präsenz-Absenz-Daten mit habitatbeschreibenden Parametern und Klimadaten korreliert. Hierzu wurden verschiedene Klimaparameter (Klimaatlanten der LUBW für die Zeiträume 1880-1930 und 1970-2000; DEUTSCHER WETTERDIENST 1953, LUBW 2006) auf Quadrantenbasis (Genauigkeit 4 x 4 km) auf die entsprechende Untersuchungsfläche übertragen. Folgende Klimadaten sollten primär die Unterschiede zwischen atlantisch geprägtem, wärmerem Großklima im Vergleich zu kontinental geprägtem und kühlerem Klima aufzeigen:

- **Niederschlagsmenge** [mm] während der Vegetationsperiode (Mai-Juli)
- **Jahresamplitude** [°C] (Differenz der Monatsmitteltemperaturen von Juli und Januar)
- **Jahresmitteltemperatur** [°C]
- Anzahl der **Eistage** (Temperaturmaximum < 0 °C)
- Anzahl der **Frosttage** (Temperaturminimum < 0 °C)
- Anzahl der Tage mit **Schneedecke** (durchbrochene bis geschlossene Schneedecke, > 50 % Deckung)
- Anzahl der **Sommertage** (Temperaturmaximum > 25 °C)
- Anzahl der Tage bis zum Beginn der **Schneeglöckchenblüte** (von Jahresbeginn an)
- Anzahl der Tage bis zum Beginn der **Apfelblüte** (von Jahresbeginn an)

Neuere Erhebungen belegen, dass die Klimaerwärmung besonders in den letzten 40 Jahren stark zugenommen hat (IPCC 2007). Die Durchschnittswerte der jährlichen Jahresmitteltemperaturen aus diesem Zeitraum (1970-2000; neuere Daten waren nicht verfügbar) sollen als Indikatorwerte für die Klimaerwärmung stehen (Daten aus LUBW 2006), während die Temperaturdaten aus dem Zeitraum 1880-1930 als Referenzwerte für ein relativ stabiles bzw. sich nur leicht erwärmendes Klima dienen sollen (Daten aus DEUTSCHER WETTERDIENST 1953). Der Zeitraum der beschleunigten Klimaerwärmung ab dem Jahre 1970 deckt sich außerdem sehr gut mit dem seit etwa dieser Zeit beobachteten Rückgang der *Erebia*-Arten in Baden-Württemberg.

Um einen allgemeingültigen Indikator für die Kontinentalität eines Standortes zu schaffen, wurden die oben genannten, auf die jeweiligen Standorte extrapolierten Klimaparameter normiert und summiert. Hierdurch ergibt sich ein „Klimaindex“, der die verschiedenen Facetten des Klimas berücksichtigt und eine höhere Aussagekraft als die Einzelparameter besitzt.

3.2 Hypothese 2: Metapopulationsstrukturen

Mit Hilfe geostatistischer Verfahren (Indizes nach EICHEL & FARTMANN 2008) ließen sich Erkenntnisse über die spezifischen Metapopulationsstrukturen der *Erebia*-Arten treffen. Hierzu wurde der Isolationsgrad (Konnektivität) jedes potentiell geeigneten Habitats bestimmt. Der Isolationsgrad eines Habitats wurde als geometrisches Mittel der Entfernungen zu den jeweils drei nächstgelegenen Populationen (vgl. EICHEL & FARTMANN 2008) angegeben. Außerdem konnte aus Vergleichen der Größe besiedelter und unbesiedelter, aber potentiell geeigneter Flächen auf die benötigte Mindestgröße der von den *Erebia*-Arten besiedelten Habitate geschlossen werden.

3.3 Hypothese 3: Habitatpräferenzen

Die Habitatstrukturen in allen Untersuchungsflächen wurden, auch wenn keine Falter nachgewiesen wurden, durch Aufnahme exakt beschreibender Parameter erfasst. Die Aufnahme der Mikrohabitat-Parameter erfolgte in drei zufällig ausgewählten 1 m²-Flächen. Aus diesen drei Testflächen wurde der Mittelwert als repräsentativ für das gesamte Habitat übernommen.

Zu den untersuchten Habitaten wurden die folgenden Parameter erfasst (nach DENNIS et al. 2006, LEOPOLD 2007 und EICHEL & FARTMANN 2008):

- **Höhenlage** über dem Meeresspiegel (auf Grundlage von TOP 25)
- **Flächengröße** mit geostatistischen Verfahren (auf Grundlage von TOP 25)
- **Lebensraumtyp** und **Nutzungsformen** (kategoriale Einschätzung anhand von Zeigerarten nach ELLENBERG et al. 1992)
- **Exposition** und **Inklination** (mittels eines Spiegelkompasses mit eingebautem Neigungsmesser der Marke Silva, Hangneigungen < 5° wurden als eben gewertet)
- potentielle **Sonnenscheindauer** im Juni (mittels eines Horizontoskops nach Tonne)
- **Deckungsgrade** und **mittlere Höhen** der Streu-, Moos-, Kraut-, Strauch- und Baumschicht (Schätzung in 5 %-Schritten)
- **Deckungsgrade** und **Verteilung** potentieller Wirtspflanzen (Schätzung in 5 %-Schritten)
- **Semiquantitative Erfassung** der bevorzugten **Nektarpflanzen** in sieben Abundanzklassen (nicht vorhanden, sehr selten, selten, regelmäßig, häufig, sehr häufig, massenhaft)
- **Semiquantitative Erfassung** der **Imagines** in fünf Abundanzklassen mit einheitlichem Flächen- und Zeitbezug (nicht vorhanden, vereinzelt, regelmäßig, häufig, sehr häufig)

Für *E. medusa* wurden folgende potentiell besiedelbare und sinnvoll voneinander abtrennbare Habitattypen definiert:

- Volltrockenrasen
- Extensiv genutzte Halbtrockenrasen
- Brachen von Halbtrockenrasen
- Trockene, extensiv genutzte Wiesen (z.B. Salbei-Glatthaferwiesen)
- Mesophile Wiesen (Mittleres Grünland)
- Böschungen und Brachen ohne Elemente von Halbtrockenrasen
- Feucht- und Streuwiesen, Niedermoore
- Brachen von Feucht- und Streuwiesen

Für *E. aethiops* und *E. ligea* wurden folgende Habitattypen definiert:

- Streuwiesen-/*Molinia*-Brachen im Wald
- Extensiv genutzte Halbtrockenrasen
- Brachen von Halbtrockenrasen
- Äußere Waldränder
- Innere Waldränder
- Sukzessionsflächen
- lichte Kiefernwälder
- Laubmischwälder
- Moor-, Sumpf-, Au- und Bruchwälder
- Nieder- und Mittelwälder

Aus den gewonnenen Erkenntnissen zu den Strukturen in Habitaten, in denen die Arten auftraten oder gar hohe Falterdichten erreichten, konnten Optimalhabitate definiert werden, die als Maß zur qualitativen Bewertung weiterer Habitate galten. Durch Kombination der entscheidenden Faktoren für ein Vorkommen der Arten aus den oben genannten Parametern konnten wiederum den Habitaten an sich Punktwerte zugeordnet werden, die als Maß für die Qualität eines Lebensraumes dienten. Durch diese Methodik konnte überprüft werden, ob geeignete Habitate in den jeweiligen Klimaräumen vorhanden sind und somit das Konzept der Metapopulationstheorie (s. o.) zu Geltung kommen kann.

Das genaue Vorgehen soll zur Wahrung der Nachvollziehbarkeit kurz beschrieben werden: Die Auswahl der Parameter erfolgte anhand der in der unten beschriebenen Diskriminanzanalyse als entscheidend erachteten Faktoren inklusive ihrer Ladungen. Die Faktorladungen wurden jeweils mit einem kategorialen Punktwert (0-5 Punkte) multipliziert und summiert. Hierdurch ergab sich ein absoluter Wert, der die Habitatqualität - also die Eignung des Lebensraums für die *Erebia*-Arten - optimal beschreiben soll.

Bei der Vergabe der Punktwerte wurde vom einheitlichen Schema (Maximum – Minimum / Anzahl der Punktkategorien) in einigen Fällen abgewichen, da in bestimmten Bereichen eine detailliertere Aufschlüsselung notwendig war. Hinsichtlich des Deckungsgrads der Wirtspflanzen ist es ab einer gewissen Häufigkeit beispielsweise nicht mehr entscheidend, ob diese mit einer 6- oder 9,5-prozentigen Deckung vorkommen. Deshalb erfolgte hier die Abstufung in größeren Schritten als bei geringeren Deckungsgraden. Bei anderen Parametern ist ein intermediärer Wert für die *Erebia*-Arten ideal, deshalb wurde - von diesem ausgehend - die Abstufung beidseitig durchgeführt. Für einige der Parameter wurden Werte von 1-5 Punkten, für andere jedoch Werte von 0-5 Punkten vergeben. Der Wert „0“ soll hierbei als Ausschlusskriterium für diejenigen Parameter gelten, deren Auftreten notwendige Bedingung für ein Vorkommen für die *Erebia*-Arten ist. So sind beispielsweise keine bodenständigen Vorkommen von *E. medusa* in Habitaten bekannt, in denen die Wirtspflanzen (*Festuca* spp.) nicht auftreten oder in denen der Deckungsgrad der Streuschicht < 20 % beträgt. Verfügt also ein Habitat über einen Parameter in derartiger Ausprägung, wird dieser mit „0“ bewertet, was zu einer beträchtlichen Abstufung der Qualität des Habitats führt.

Andere Parameter, deren Signifikanz durch einfache Tests nachgewiesen ist, die entweder in den komplexen Analysen nicht erwähnt wurden oder bereits durch andere, stark korrelierende Parameter oder eine Kombination aus Faktoren berücksichtigt sind, wurden trotz vorhandener signifikanter Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* nicht in die Analysen einbezogen.

Problematisch ist allerdings die Nichtberücksichtigung von nicht signifikanten Parametern, deren Ausprägung im Einzelfall ein Ausschlusskriterium für ein Vorkommen von *Erebia*-Arten darstellen könnte. Denkbar wäre in diesem Zusammenhang etwa ein komplett schließendes Kronendach höherer Baumschichten oder eine intensive Wiesennutzung. Praktisch trat dieser Fall in den Analysen allerdings nicht auf, da derart extreme Ausprägungen einen immensen Einfluss auf die für *Erebia*-Arten entscheidenden Parameter haben und die Habitate damit nicht besiedelbar sind.

3.4 Hypothese 4: Einfluss der Winterkälte

Um den Einfluss der winterlichen Temperaturen auf die überwinternden Raupen untersuchen zu können, wurden während der Winter 2010/2011 und 2011/2012 Zucht- und Überwinterungsversuche in Klimaschränken (Kühlschränke der Marken Bosch (Stuttgart), Severin (Sundern) und AEG (Frankfurt a. M.) mit Gefrierfächern und Thermostaten für Temperaturspannen zwischen +10 und -5 °C) durchgeführt. In diesen wurden je Überwinterung drei verschiedene Witterungsverläufe simuliert: Eine Stichprobe von Raupen wurde einem Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsregime ausgesetzt, das die Bedeckung mit einer isolierenden Schneedecke simulierte (+1 bis -1°C, 80-90 % relative Luftfeuchtigkeit nach MAIL 1930). Sie galt als Referenz und sollte einem typischen Winter, wie er Mitte des 20. Jahrhunderts noch regelmäßig in weiten Teilen Baden-Württembergs auftrat und heute noch im Schwarzwald und auf der Schwäbischen Alb auftritt, entsprechen. Eine weitere Stichprobe wurde den Bedingungen ungewöhnlich warmer Winter ohne Schneedecke ausgesetzt (konstant +5 °C, 70-80 % relative Luftfeuchte), wie sie vor allem im Bereich der Oberrheinebene auftreten. Bei der dritten Stichprobe wurde eine Witterung mit häufigen Frostwechseln simuliert (+10 bis -10°C). Derartige Winterbedingungen herrschen regelmäßig im

Tauberland, im Kraichgau, im Albvorland und in Oberschwaben. Die beiden letzten Stichproben sollten den extremen Klimabedingungen während der Winter der letzten Jahrzehnte entsprechen. Da im Winter 2011/2012 weitere 30 Raupen verfügbar waren, wurde mit diesen ein Überwinterungsversuch unter Referenzbedingungen, jedoch ohne Streuschicht durchgeführt. Hiermit sollte der Einfluss der Streuschicht auf die Überlebensraten der Larvalstadien getestet werden. Die Raupen der Szenarien mit wechselhaften und mit warmen Wintern wurden etwa 2 Wochen später eingewintert und wiederum etwa 2 Wochen früher ausgewintert. Dies war nötig, um der kürzeren Zeitspanne warmer und atlantisch geprägter Winter im Vergleich zu kontinentalen Wintern Rechnung zu tragen. Die Überwinterungsversuche wurden für jedes Temperaturregime mit 30 Raupen von *E. medusa* durchgeführt. Insgesamt wurden also von dieser Art 210 Eier benötigt.¹ Aufgrund des vereinzelt Auftretens von *E. ligea* konnten von dieser Art nicht genügend Weibchen gefangen werden, um die erforderlichen Ei- und Raupenzahlen zu erhalten. Auch mit *E. aethiops* gelang die Ernährung und Überwinterung der im Herbst noch sehr kleinen Larvalstadien (L1) nur bedingt, sodass keine Auswertung möglich war.

Wie oben erwähnt, ist die Suche nach Eiern und Raupen bei allen drei *Erebia*-Arten mit erheblichem Zeitaufwand verbunden. Deshalb wurden mehrere weibliche Imagines gefangen und im Gaze-Käfig zur Eiablage gebracht. Die geschlüpften Raupen wurden dann unter standardisierten Bedingungen bis zum Herbst gehalten. Die Aufzucht erfolgte unter naturnahen Bedingungen im wechselschattigen Garten in Gaze-Käfigen (Flexarien der Marke Exo Terra, Abb. 3.1). Es wurde Bodengrund aus den jeweiligen Habitaten mit den entsprechenden Strukturelementen (Moos-, Streu- und Krautschichten) und den Wirtspflanzen (*Festuca ovina* agg. für *E. medusa*, *Brachypodium pinnatum* für *E. aethiops*) eingebracht und regelmäßig nachgefeuchtet. Unter dem Bodengrund wurde eine Plastikfolie ausgelegt, um ein zu schnelles Austrocknen des Substrats zu verhindern. Die Flexarien wurden nach Möglichkeit von allen Parasitoiden und Prädatoren gesäubert, um ihren Einfluss auf die Präimaginalstadien ausschließen zu können. Zu Beginn der Überwinterung, etwa Anfang November (je nach phänologischer Ausprägung im jeweiligen Jahr), wurden die Larven dann jeweils zu 30 Individuen in mit Bodengrund, Streuschicht und Wirtspflanzen ausgestatteten Fauna-Boxen der Größe 30 x 20 x 20 cm umgesetzt (Abb. 3.1). Der Deckel wurde zusätzlich mit Fliegengaze verschlossen, um ein Ausbrechen der Raupen zu verhindern. Etwa alle sieben Tage wurden die Behälter kontrolliert und dabei leicht nachgefeuchtet, da die Kühlschränke Feuchtigkeit entziehen. Das Nachfeuchten erfolgte nicht standardisiert, da die benötigte Menge Wasser abhängig vom jeweiligen Klimaszenario und von der Wasserspeicherfähigkeit des Bodengrunds ist. Auf eine Beleuchtung, die einen Tageszeiten-Rhythmus vorgibt, wurde verzichtet, da dies zum einen technisch sehr aufwändig gewesen wäre und es zum anderen unterhalb einer Schneedecke (wie es die Szenarien mehr oder weniger lang simulieren sollten) komplett dunkel ist. Dies führte allerdings dazu, dass die jetzt nicht mehr photosynthetisch aktiven Wirtspflanzen eingingen und von Zeit zu Zeit ersetzt werden mussten.

Im Verlauf des Versuches wurden die Anzahl der geschlüpften Raupen, die Anzahl der zur Verpuppung gelangten Raupen, das Gewicht der Raupen unmittelbar vor und nach der Überwinterung (etwa Ende Februar bis Anfang März, je nach phänologischem Zustand im jeweiligen Jahr) sowie die Anzahl der geschlüpften Imagines registriert.

Es wurde erwartet, dass die Larvalmortalität bei wechselndem Winterklima (häufige Frostwechsel) signifikant höher und die Gewichte überwinterter Raupen signifikant niedriger sind als bei konstant niedrigen Wintertemperaturen (mit Schneedecke). Ebenso sollten konstant hohe (ohne Schneedecke) Temperaturen zu signifikant erhöhter Mortalität und geringeren Gewichten von Larven und Imagines führen.

1 Die Entnahme der Eier ist aus Sicht des Artenschutzes unbedenklich, da sich unter natürlichen Bedingungen meist deutlich weniger als 10 % der abgelegten Eier zu Imagines entwickeln, die sich ihrerseits reproduzieren (SETTELE et al. 1999). Die Entnahme von 210 Eiern kommt damit der Entnahme weniger Imagines gleich.



Abb. 3.1: Flexarien und Fauna-Boxen zur Aufzucht und Überwinterung von Larven von *E. medusa*. Das im linken Bildteil ersichtliche Handtuch dient der Abschattung bei extrem heißer Witterung.

3.5 Hypothese 5: Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen

Durch Aufnahme der in Hypothese 3 beschriebenen Habitatparameter ließen sich die bevorzugt besiedelten Habitatstrukturen der einzelnen *Erebia*-Arten erkennen. Die meisten Habitatparameter (wie Vegetationsstruktur, Wirtspflanzenvorkommen und Streuauflage) können durch menschliche Nutzung, z.B. Aufforstung von Lichtungen und Sturmflächen oder Schafbeweidung von Magerrasen, beeinflusst werden. Der Vergleich besiedelter und unbesiedelter Habitate lässt somit Rückschlüsse darauf zu, wie sich Störungen, aber auch die natürliche Sukzession, auf das Vorkommen der *Erebia*-Arten auswirken. Diese Erkenntnisse sind für die Naturschutzpraxis von großer Bedeutung.

3.6 Untersuchungsgebiet

Das Land Baden-Württemberg lässt sich in fünf Großräume unterteilen, die sich durch ihre geologischen und geomorphologischen Merkmale unterscheiden (KULLEN 1989). Die fünf Großräume werden wiederum in zahlreiche Naturräume unterteilt (Abb. 3.2). In dieser Arbeit wird der naturräumlichen Gliederung Baden-Württembergs gefolgt (LUBW 2010).

Im Westen des Bundeslandes verläuft von Norden nach Süden ein mit Sedimenten gefüllter Grabenbruch. Es handelt sich um die Oberrheinische Tiefebene mit der Vorbergzone zum Schwarzwald hin und erloschenen Vulkanen wie beispielsweise dem Kaiserstuhl. In östlicher Richtung schließen sich im Norden der Odenwald und weiter südlich der Schwarzwald an. Die aus Granit, Gneis und Buntsandstein bestehenden Randgebirge fungieren durch ihre Nord-Süd-Ausrichtung als Regenfänger. Der höchste Berg Baden-Württembergs befindet sich im Südschwarzwald (Feldberg: 1493 m NN). Östlich dieser Mittelgebirge dehnt sich das Südwestdeutsche Schichtstufenland aus, das aus hügeligen Landterrassen unterschiedlicher Gesteinsstufen besteht. Hierzu gehören etwa die Neckar- und Tauber-Gäuplatten mit der Baar, den Obere Gäuen, dem Stromberg, dem Kraichgau und der Hohenloher Ebene, das Keuperbergland und das Albvorland. In weiten Bereichen südlich des Südwestdeutschen Schichtstufenlandes befindet sich das Karstgebiet der Schwäbischen Alb. Südlich der Schwäbischen Alb dehnt sich bis zu den Alpen hin das flachwellige Hügelland des Alpenvorlandes mit Oberschwaben, Allgäu und Bodenseebecken aus.

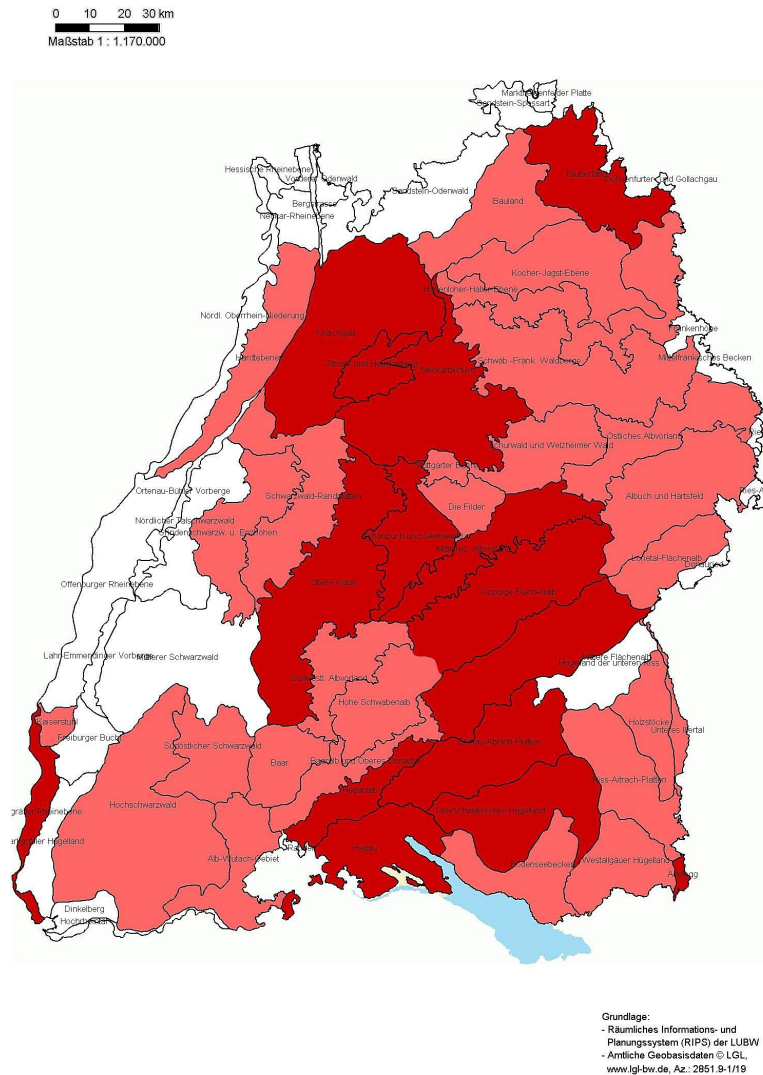


Abb. 3.2: Die Naturräume Baden-Württembergs. Dunkelrot dargestellt sind Naturräume, die im Rahmen der Erhebungen intensiv untersucht wurden. In hellrot eingefärbten Naturräumen fanden ausschließlich Stichproben an bekannten Fundorten statt. Weiß belassene Naturräume konnten im Rahmen der Untersuchungen nicht beprobt werden.

Um der Verbreitung der *Erebia*-Arten in Baden-Württemberg und entsprechend den untersuchten Regionen im Bundesland gerecht zu werden, wurde eine neue hierarchische Ebene für die Einteilung der baden-württembergischen Naturräume geschaffen. Diese Ebene wird als „Bezugsraum“ bezeichnet und nimmt in der Hierarchie eine Zwischenstellung zwischen Groß- und Naturräumen ein. Hierdurch lassen sich die Naturräume sinnvoll zu gut abgrenzbaren Gruppen zusammenfassen (vgl. Tab. 3.1).

Im Folgenden soll auf die einzelnen baden-württembergischen Regionen hinsichtlich Geologie, Geomorphologie und Klima genauer eingegangen werden, da diese Aspekte eine unerlässliche Bedingung zum Verständnis der Verbreitung der *Erebia*-Arten in Baden-Württemberg darstellen (vgl. Tab. 3.1).

Tab. 3.1: Für *Erebia*-Arten wichtige Regionen in Baden-Württemberg, unterteilt nach Bezugs- und ausgewählten Naturräumen sowie charakteristischen Parametern des jeweiligen Naturraumes.

Bezugs- und Naturräume	JMT [°C]	JA [°C]	NIVEG [mm]	Geologischer Untergrund	Höhenlage [m NN]
Obererrheinebene					
Markgräfler Rheinebene	10,3	17,5	235	Quartär im Oberrheingraben	190 - 240
Kaiserstuhl	10,3	18,0	260	Muschelkalk	200 - 500
Hochrheintal	9,8	17,5	245	Muschelkalk	200 - 300
Offenburger Rheinebene	10,3	17,5	215	Quartär im Oberrheingraben	100 - 150
Hardtebenen	10,0	17,5	185	Quartär im Oberrheingraben	100 - 150
Kraichgau und Neckarbecken					
Kraichgau	9,8	17,0	201	Keuper	150 - 250
Strom- und Heuchelberg	9,8	17,0	245	Keuper	150 - 480
Neckarbecken	9,3	18,0	211	Keuper	130 - 170
Schwarzwald					
Gründenschwarzwald	6,3	15,7	395	Buntsandstein	400 - 1100
Schwarzwald-Randplatten	8,3	17,5	255	Muschelkalk	300 - 850
Mittlerer Schwarzwald	7,5	16,5	320	Paläozoische Magmatite und Metamorphite	300 - 800
Südöstlicher Schwarzwald	7,3	18,0	326	Buntsandstein	800 - 1100
Hochschwarzwald	6,3	16,0	435	Paläozoische Magmatite und Metamorphite	500 - 1500
Tauber- und Bauland					
Tauberland	9,0	17,5	251	Muschelkalk	150 - 300
Bauland	9,3	18,0	221	Muschelkalk	150 - 400
Kocher-Jagst-Region					
Kocher-Jagst-Ebenen	8,3	18,0	266	Muschelkalk/Keuper	200 - 450
Hohenloher-Haller-Ebenen	8,0	18,0	271	Keuper	350 - 450
Keuperwaldberge					
Schwäbisch-Fränkische Waldberge	8,3	18,0	251	Keuper	350 - 500
Schurwald und Welzheimer Wald	9,0	17,5	238	Keuper	430 - 530
Albvorland					
Östliches Albvorland	8,3	17,5	271	Mittel- und Unterjura	450 - 750
Mittleres Albvorland	8,8	17,5	248	Mittel- und Unterjura	290 - 400
Schönbuch und Glemswald	8,8	18,0	251	Keuper/Mittel- und Unterjura	350 - 580
Südwestliches Albvorland	8,5	17,5	266	Mittel- und Unterjura	580 - 700
Obere Gäue					
Obere Gäue Nord*	9,0	18,0	243	Keuper	400 - 730
Obere Gäue Süd*	8,5	17,5	265	Keuper/Muschelkalk	550 - 850
Baar/Alb-Wutach-Gebiet	6,8	18,0	321	Keuper/Muschelkalk	230 - 900
Schwäbische Alb					
Albuch und Härtsfeld	6,8	18,0	335	Oberjura	550 - 750
Lonetal-Flächenalb	7,3	18,0	345	Oberjura	500 - 650
Mittlere Flächenalb	6,8	17,5	326	Oberjura	650 - 800
Mittlere Kuppenalb	6,8	17,0	331	Oberjura	650 - 850
Hohe Schwabenalb	6,5	16,5	371	Oberjura	800 - 1000
Baaralb und Oberes Donautal	7,0	17,0	311	Oberjura	600 - 950
Hegualb	7,8	18,0	301	Oberjura	500 - 800
Oberschwaben					
Riß-Aitrach-Platten	7,3	18,5	311	Quartär und Tertiär im Alpenvorland	500 - 600
Donau-Ablach-Platten	7,3	18,0	301	Quartär und Tertiär im	550 - 700

Bezugs- und Naturräume	JMT [°C]	JA [°C]	NIVEG [mm]	Geologischer Untergrund	Höhenlage [m NN]
				Alpenvorland	
Oberschwäbisches Hügelland	7,8	18,5	286	Quartär und Tertiär im Alpenvorland	500 - 700
Unteres Illertal	7,8	18,2	315	Quartär und Tertiär im Alpenvorland	470 - 650
Hegau	8,8	18,5	251	Quartär und Tertiär im Alpenvorland	400 - 850
Bodenseebecken	8,5	18,5	238	Quartär und Tertiär im Alpenvorland	250 - 500
Westallgäuer Hügelland	7,3	18,5	306	Quartär und Tertiär im Alpenvorland	500 - 700
Adelegg	6,3	19,2	590	Quartär und Tertiär im Alpenvorland	770 - 1130

Legende: Klimadaten aus LUBW (2006), geologische und Höhenparameter aus BFN (2012). JMT = Jahresmitteltemperatur; JA = Jahresamplitude; NIVEG = Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode (Juni-August).

* = Der Naturraum Oberen Gäue wurde aus praktikablen Gründen in einen nördlichen und in einen südlichen Bereich unterteilt.

3.6.1 Oberrheinebene

Die Oberrheinebene ist eine etwa 300 km und 40 km breite Senke, die durch einen Grabenbruch im Tertiär entstanden ist (KULLEN 1989). Die durch das Absinken entstandenen Schollen sind teilweise dem Schwarzwald vorgelagert, so die Vorbergzone und der Tuniberg. Heute ist der Oberrheingraben mit mächtigen Schotter- und Sandmassen überdeckt, während sich die Stromaue etwa 4-6 m eingetieft hat. Die Tulla'sche Rheinkorrektur im 19. Jahrhundert führte dazu, dass der Lauf des Rheins um 81 km (23%) verkürzt und damit die Hochwassergefahr verringert wurde (BLACKBOURN 2006). Dadurch fiel auch der Grundwasserstand, was vor allem am südlichen Oberrhein zur Ausbildung von sog. Trockenauen führte. Das südliche Oberrheingebiet zeichnet sich zudem durch eine extreme Klimagunst aus, die durch die Burgundische Pforte bedingt ist. Diese befördert warme, mediterrane Luftmassen aus dem Rhôneal durch einen etwa 30 km flachen Sattel zwischen Vogesen und Jura in das Rheintal (KULLEN 1989). Die Jahresmitteltemperaturen liegen hier bei etwa 10 °C, die Wintertemperaturen bei etwa 5 °C und die jährlichen mittleren Niederschlagssummen zwischen 650 und 750 mm (LUBW 2006). Nach Osten erheben sich Richtung Südschwarzwald das Markgräfler Hügelland und die Freiburger Bucht. Durch die zunehmende Meereshöhe und die Stauwirkung des Schwarzwaldes werden hier nur noch Jahresmitteltemperaturen von 8 °C bei steigender Niederschlagssumme (etwa 1000 mm) erreicht. Es dominieren mehr und mehr Wälder wie etwa die Mooswälder bei Freiburg. Am nordwestlichen Rand der Freiburger Bucht erhebt sich der Kaiserstuhl auf etwa 500 m NN. An seinem westlichen Rand befindet sich bei Ihringen a. K. der aktuell wärmste Ort Deutschlands (LUBW 2006). Hier erlauben die Klimagunst und das Relief den großflächigen Anbau von Wein.

Im Norden schließt sich an den Kaiserstuhl die Mittlere Oberrheinebene mit der Offenburger Rheinebene, den Lahr-Emmendinger-Vorbergen und den Ortenau-Bühler-Vorbergen an. Die hier ausgedehnten Überflutungsaunen des Rheins liegen ebenfalls im sehr klimabegünstigten Bereich. So werden in Offenburg im Jahresmittel 10 °C erreicht. Die Niederschlagssummen liegen bei 750-900 mm, können aber im nördlichen Bereich auf über 1000 mm ansteigen (LUBW 2006).

Der Nördliche Oberrhein gehört wiederum zu den niederschlagärmsten und wärmsten Regionen in Baden-Württemberg. Hier werden regelmäßig über 10 °C Jahresmitteltemperatur erreicht, während die Niederschlagssummen bei 600-750 mm liegen (LUBW 2006). Auf den Auelehmen, Flugsandflächen und Kiesfluren entwickeln sich Auwälder und Niedermoore. Heute sind jedoch weite Bereiche von einer intensiv landwirtschaftlich genutzten Kulturlandschaft überformt.

Außerdem werden im äußersten Süden Baden-Württembergs - südlich des Schwarzwaldes - mit dem Hochrheintal und dem Dinkelberg zwei weitere kleinräumige Naturräume angeschnitten, die dem Bezugsraum Oberrheinebene zugerechnet werden. Aufgrund des Bodenseeklimas (9-10 °C) und

aktuellen Nachweisen von *E. medusa* werden diese niederschlagsreichen Regionen (900-1200 mm) mit in die Untersuchungen einbezogen (LUBW 2006). Es handelt sich um offene Kulturlandschaften mit intensiv ackerbaulicher und Grünland-Nutzung (KULLEN 1989).

3.6.2 Kraichgau und Neckarbecken

Östlich der Nördlichen Oberrheinebene befindet sich der Kraichgau. In diesem tief gelegenen (180-250 m NN), milden (9-10 °C Jahresmitteltemperatur) und recht niederschlagsarmen (750-900 mm) Naturraum (LUBW 2006) wird aufgrund der mächtigen Löss-Bedeckung des Bodens großflächig Ackerbau betrieben. An südexponierten Hängen entstanden aus dem Weinbau Weinbergsbrachen und Magerrasenbrachen. Die waldreichen angrenzenden Höhenlagen von Strom- und Heuchelberg waren seit jeher *Erebia*-frei. Auch das südlich angrenzende, sehr warme Neckarbecken (9-10 °C) wurde von den *Erebia*-Arten - zumindest seit Beginn der Aufzeichnungen - fast komplett gemieden.

3.6.3 Schwarzwald

Der Schwarzwald erstreckt sich östlich der Oberrheinebene vom Hochrheingebiet im Süden bis hin zum Kraichgau im Norden. Die Nord-Süd-Erstreckung misst etwa 150 km, die West-Ost-Erstreckung 50 km im Süden und 30 km im Norden (KULLEN 1989). Für gewöhnlich wird der Schwarzwald in den Nordschwarzwald bis hin zum Kinzigtal und den sich anschließenden Südschwarzwald unterteilt. Diese Unterteilung soll im Folgenden beibehalten werden, auch wenn sich der Naturraum geomorphologisch besser in eine Ostabdachung mit gerundeten Bergformen und Hochplateaus und in einen intensiv zertalten Westteil (Talschwarzwald) trennen ließe (KULLEN 1989). Der niederschlagsreiche Nordschwarzwald ist vornehmlich mit Nadelwald bedeckt. Hier liegen die Jahresmitteltemperaturen durchschnittlich zwischen 5 und 7 °C, die jährlichen Niederschlagssummen bewegen sich zwischen 1200 mm auf der Ost- und bis zu 2200 mm auf der Westseite. Die höchste Erhebung ist die Hornisgrinde (1164 m NN) (LUBW 2006). Im auch „Mittlerer Schwarzwald“ genannten talreichen Übergangsbereich zum Südschwarzwald verlaufen mehrere tief eingeschnittene Täler wie das Kinzigtal oder das Elztal. Im Gegensatz zum plateareichen Nordschwarzwald dominieren hier schmale Bergrücken und die genannten Taleinschnitte. Die Niederschlagssummen sind hier etwas geringer (1200-1400 mm), die Jahresmitteltemperaturen etwas höher (7-8 °C) (LUBW 2006). Im Südschwarzwald, auch „Hochschwarzwald“ genannt, findet sich mit dem Feldberg (1493 m NN) die höchste Erhebung Baden-Württembergs. Das äußerst bewegte Relief bietet Steilhänge mit großen Höhenunterschieden, aber auch weitläufige Hochplateaus und breite Täler (KULLEN 1989). Charakteristische Habitate sind die weitläufigen, steilhängigen und extensiv mit Rindern bewirtschafteten Weidfelder, Hochmoore sowie Nadelwälder. Die Jahresmitteltemperaturen liegen meist bei 5-6 °C, auf dem Feldberg werden durchschnittlich nur 3 °C erreicht, während vor allem in den westlichen Ausläufern des Südschwarzwaldes auch 7-8 °C im Mittel herrschen können. Die jährlichen Niederschlagssummen bewegen sich in einem Gradienten von West nach Ost von 2000 mm bis etwa 1400 mm (LUBW 2006).

3.6.4 Tauber- und Bauland

Ganz im Norden des Bundeslandes, im Muschelkalk des Tauberlandes, breiten sich stark zertalte Hochflächen (140-380 m NN) mit zahlreichen xerothermen Hangbereichen aus. So zählt das Tauberland zu den wärmsten und sonnenreichsten Regionen Baden-Württembergs. Besonders die Sommermonate zeichnen sich durch überdurchschnittliche Wärme und Trockenheit aus (KULLEN 1989). Die Jahresmitteltemperaturen liegen bei 8-9 °C, die jährlichen Niederschlagssummen zwischen 570 und 750 mm (LUBW 2006). An den südexponierten Hangbereichen konnten großräumig Magerrasen und Weinbergsbrachen entstehen, die aufgrund nachlassender Nutzung teilweise in lichte Kiefernwaldsysteme übergegangen sind.

Noch etwas wärmer ist das sich westlich an das Tauberland anschließende Bauland. Hier herrscht in weiten Bereichen eine intensive landwirtschaftliche Nutzung vor.

3.6.5 Kocher-Jagst-Region

Ebenfalls recht warm ist die südlich an das Tauberland angrenzende Kocher-Jagst-Region mit Kocher-Jagst- und Hohenloher-Haller-Ebenen. Die Jahresmitteltemperaturen liegen bei 8-8,5 °C (LUBW 2006). Vor allem die südexponierten Hänge der Täler von Kocher und Jagst erinnern an die Verhältnisse im Tauberland. Auch hier finden sich regelmäßig Halbtrockenrasen und xerotherme Saumbereiche.

3.6.6 Keuperwaldberge

Südlich der Kocher-Jagst-Region schließen sich die bis etwa 600 m NN hohen Keuperwaldberge an. Es handelt sich um eine walddreiche Landschaft (Waldanteil 60 %) mit im Vergleich zur Kocher-Jagst-Region etwas geringeren Jahresmitteltemperaturen (7-8 °C) und recht hoher Niederschlagssumme (LUBW 2006). Hierbei sind die weiter östlich gelegenen Schwäbisch-Fränkischen Waldberge deutlich feuchter und kühler als der sich östlich an das Neckarbecken anschließende Naturraum Schurwald und Welzheimer Wald.

3.6.7 Albvorland

Ganz im Osten dieses Bezugsraumes befindet sich das Östliche Albvorland, das aus primär walddreicher, grünlandgeprägter Kulturlandschaft besteht (KULLEN 1989). Bei einer durchschnittlichen Höhenlage von 350-500 m NN ist dieser Teilraum mit 8-9 °C Jahresmitteltemperatur recht warm, mit bis zu 1200 mm jährlichem Niederschlag fällt hier der meiste Regen im gesamten Albvorland (LUBW 2006). Große Teile des Östlichen Albvorlandes werden intensiv landwirtschaftlich genutzt, allein am Albtrauf finden sich naturschutzfachlich hoch zu bewertende Gebiete wie etwa Hang- und Kleeewälder (KULLEN 1989).

Weiter westlich folgt der zentrale Teil des Albvorlandes mit Schönbuch und Glemswald, Stuttgarter Bucht und Filder. In diesen strukturreichen Kulturlandschaften herrschen warme Jahresmitteltemperaturen (8-10,5 °C) und geringe Niederschlagssummen (600-900 mm) vor (LUBW 2006). Die Filder wird vornehmlich ackerbaulich genutzt, das warme und tief gelegene (200 m NN) Stuttgarter Becken ist fast komplett verbaut. In den angrenzenden walddreichen Landschaften von Schönbuch und Glemswald wird am Bromberg (583 m NN) der höchste Punkt dieses Teilraumes erreicht, die Jahresmitteltemperaturen liegen hier entsprechend etwas tiefer (8-8,5 °C) (LUBW 2006). Im Mittleren Albvorland ist die Region geprägt von Streuobstwiesen. Südlich des Mittleren Albvorlandes schließt sich am Albtrauf das Südwestliche Albvorland an. In einer Höhenlage von 550-700 m NN herrscht in dieser strukturreichen Kulturlandschaft bereits ein deutlich kühl-feuchteres Klima (8-8,5 °C, 700-1000 mm) als im Mittleren Albvorland (LUBW 2006).

3.6.8 Obere Gäue

Westlich an das Albvorland grenzen die Oberen Gäulandschaften, die sich entlang des Schwarzwaldes bis hin zur Baar und zum Alb-Wutach-Gebiet erstrecken. Die Gäulandschaften werden aufgrund der fruchtbaren Böden ebenfalls intensiv landwirtschaftlich genutzt. Der nördliche, auch Heckengäu genannte Bereich, ist tief gelegen (380- 450 m NN), recht warm (8-9 °C) und trocken (850-1000 mm) (LUBW 2006). Mit zunehmender Südausdehnung und ebenfalls zunehmender Meereshöhe (bis auf 600 m NN) wird das Klima jedoch rauer und feuchter (7-8 °C, 900-1200 mm Niederschlag) (LUBW 2006). In den Oberen Gäuen werden regional Flächen aktuell in Form einer Wanderschäferei bewirtschaftet, sodass hier Halbtrockenrasen regelmäßig vertreten sind. Südlich der Oberen Gäulandschaften erstreckt sich auf der Baar eine in 600-900 m Höhe gelegene Kälteinsel. Die Jahresmitteltemperaturen liegen hier zwischen 6-7 °C, die jährlichen Niederschlagssummen zwischen 900-1100 mm (LUBW 2006). Auch das angrenzende Alb-Wutach-Gebiet zeichnet sich durch dieses raue Klima aus. Beide Regionen sind recht dünn besiedelt und regional extensiv genutzt, sodass hier ebenfalls zahlreiche Magerrasen existieren.

3.6.9 Schwäbische Alb

Die Schwäbische Alb lässt sich in drei Teilräume - die Ostalb, die Mittlere Albhochfläche und die Westalb - unterteilen (KULLEN 1989). Im niedrigsten Bereich (500-750 m NN) der Schwäbischen Alb, auf der Ostalb (Lonetal-Flächenalb, Albuch und Härtsfeld), herrschen Jahresmitteltemperaturen zwischen 6-7 °C bei jährlichen Niederschlagssummen von 800-1100 mm (LUBW 2006). Die Ostalb ist in weiten Bereichen

landwirtschaftlich geprägt, daneben existieren jedoch auch zahlreiche offene Halbtrockenrasen. Etwas weiter westlich, im Bereich der Mittleren Albhochfläche (Mittlere Kuppenalb und Mittlere Flächenalb), wird das Klima bei zunehmender Meereshöhe (bis 850 m NN) etwas rauer bei ähnlichen Niederschlagssummen. Auch die Mittlere Albhochfläche hat zahlreiche Halbtrockenrasen, mesophile Laubwälder und xerotherme Saumbereiche zu bieten. Auf der bis 1000 m hohen, von Wäldern dominierten Westalb herrschen ebenfalls sehr raue Bedingungen (6-7 °C Jahresmitteltemperatur, 800-1000 mm Jahresniederschläge) (LUBW 2006). Die Westalb geht im Süden in die etwas tiefer gelegene und wärmere Hegualb über. Im Westen schließt sich der sehr raue Naturraum Baaralb und Oberes Donautal an. Neben zahlreichen extensiv genutzten Magerwiesen und -rasen existieren hier Trockentäler, Steppenheide-Wälder, Hutungen und Felsbiotope (z.B. im Oberen Donautal).

3.6.10 Oberschwaben

Das Hügelland des Alpenvorlandes lässt sich in drei Großräume unterteilen: Das nördliche Oberschwaben mit den Donau-Ablach-Platten, den Riss-Aitrach-Platten und dem Oberschwäbischen Hügelland, das Allgäu mit dem Westallgäuer Hügelland und der Adelegg sowie die Bodenseeregion mit dem Bodenseebecken und dem Hegau (KULLEN 1989). Das mäßig warme (7-8 °C) und niederschlagsreiche (850-1000 mm) (LUBW 2006) nördliche Oberschwaben zeichnet sich durch eine recht intensiv genutzte Landwirtschaft aus. Innerhalb der großen landwirtschaftlich genutzten Regionen befinden sich jedoch immer wieder größere Naturschutzgebiete, die meist Nieder- oder Hochmoore beinhalten. Am bekanntesten sind das NSG Osterried bei Laupheim, die Naturschutzgebiete am Federsee oder das NSG Pfrunger-Burgweiler Ried. Mit dem Altdorfer Wald befindet sich auch ein größeres, zusammenhängendes Nadelmischwaldsystem in dieser Region. Im höheren gelegenen (600-750 m NN), kühleren (6-7 °C) und deutlich niederschlagsreicheren (1300-1600 mm) (LUBW 2006) Westallgäuer Hügelland existieren aufgrund der geringen land- und forstwirtschaftlichen Nutzung zahlreiche Nieder-, Zwischen- und Hochmoore. Im Tal der Unteren Argen trifft man zudem auf naturnahe Schlucht- und Laubmischwälder. Weiter südöstlich erhebt sich die Adelegg auf etwa 1130 m NN. Es handelt sich hierbei um den nördlichsten Ausläufer der Alpen. Durch die Stauwirkung der Alpen steigen die jährlichen Niederschlagssummen hier auf bis zu 2200 mm, die Jahresmitteltemperaturen sinken dagegen auf 5,5-6,5 °C (LUBW 2006). Die Adelegg ist geprägt von extensiv genutzten Viehweiden und montanen Nadelwäldern. Am 400-500 m hoch gelegenen Bodensee herrschen wiederum sehr milde Temperaturen (8-9 °C) bei vor allem im östlichen Teil recht hohen Niederschlagssummen (850-1200 mm) (LUBW 2006). Neben dem stark touristisch geprägten Bodenseeufer und großflächigen Obstplantagen existieren auch hier noch größere Naturschutzgebiete wie das NSG Wollmatinger Ried, das NSG Mindelsee oder das NSG Eriskircher Ried. Hier sind meist Streuwiesen und Niedermoore angesiedelt. Auch das nördlich des Bodensees gelegene Hegau ist recht warm (8-9 °C) und niederschlagsarm (700-900 mm).

3.6.11 Kartiermethodik

Zu Beginn der Untersuchungen wurde ein Untersuchungsgebiet gewählt, das sich in Baden-Württemberg über sechs verschiedene Naturräume mit unterschiedlichen Klimacharakteren erstreckte. Hierbei ist zu beachten, dass für *E. medusa* und für das Artenpaar *E. aethiops* und *E. ligea* jeweils ein eigenes, 20 TK-Messtischblätter umfassendes Untersuchungsgebiet abgegrenzt wurde, um der unterschiedlichen Verbreitung und den spezifischen Lebensraumsansprüchen der Arten gerecht zu werden. Die Flugzeiten und die Habitatansprüche von *E. aethiops* und *E. ligea* sind ähnlich, sodass sie gemeinsam untersucht werden konnten. Das Untersuchungsgebiet für *E. medusa* erstreckt sich von der nördlichen Oberrheinebene über die Oberen Gäue, das Albvorland und die Schwäbische Alb bis nach Oberschwaben und zum Bodenseebecken. Für *E. aethiops* und *E. ligea* wurde das Gebiet der nördlichen Oberrheinebene ausgeklammert, da hier ehemalige Nachweise schon sehr lange zurückliegen (vgl. EBERT UND RENNWALD 1991b). Alle anderen oben genannten Naturräume wurden ebenfalls angeschnitten, wobei sich die zu untersuchenden Messtischblätter teilweise überschneiden. Das komplette Untersuchungsgebiet erstreckt sich über eine Länge von ca. 120 km vom Nordwesten bis in den Südosten Baden-Württembergs. Die tiefsten Lagen des Untersuchungsgebiets befinden sich auf ca. 130 m NN, die höchstgelegenen Bereiche auf 900-1000 m NN. Neben diesem Höhengradienten weist das

Untersuchungsgebiet einen deutlichen Klimagradienten auf. In der wärmsten Gegend, der nördlichen Oberrheinebene, liegt die Jahresdurchschnittstemperatur bei 10,7 °C. In der kühlgsten Region, der Schwäbischen Alb, beträgt sie nur 6,5 °C (LUBW 2006). Alle Naturräume verfügen auch aktuell über potentiell geeignete Habitate für die jeweils zu erwartenden *Erebia*-Arten. Kalkmagerrasen sind vor allem in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb anzutreffen, großflächige Waldgebiete mit Lichtwaldstrukturen befinden sich im Albvorland (Schönbuch), auf der Schwäbischen Alb oder in Oberschwaben (Altdorfer Wald).

Ab 2010 wurde das Untersuchungsgebiet bis zu den Landesgrenzen Baden-Württembergs erweitert, um zum einen die aktuelle Verbreitung der *Erebia*-Arten im Land aufklären und zum anderen das komplette (potentiell) nutzbare Habitatspektrum der Arten erfassen zu können. Besondere Aufmerksamkeit wurde dabei den Regionen des Tauberlandes, der Kocher-Jagst-Ebenen, der Keuperwaldberge, der südlichen Oberrheinebene, des Illertales und der Adelegg zuteil (vgl. Abb. 3.2).

3.7 Statistische Auswertung

Für die statistische Auswertung wurden die beiden Programme Sigma Plot (Version 11.0, © 2008 Systat Software, Inc.) und SPSS (Version 17, © 2008 SPSS Software, Inc.) verwendet. Deskriptive Statistik, einfache Varianzanalysen und Grafiken wurden dabei mit Sigma Plot bearbeitet, komplexere statistische Fragestellungen mit SPSS. Die Auswahl und Durchführung der Analysemethoden erfolgte anhand von MÜHLENBERG (1989), BÜHL & ZÖFEL (2002), BACKHAUS et al. (2006) und LEYER & WESCHE (2007).

Mittelwertvergleiche wurden mit Hilfe des Mann-Whitney-U-Tests durchgeführt (Signifikanzniveau: $p \leq 0,05$ = signifikant; $p \leq 0,01$ = hoch signifikant; $p \leq 0,001$ = höchst signifikant). Dies war notwendig, da eine Normalverteilung zahlreicher Datenreihen nicht gegeben war und diese nur teilweise durch Logarithmieren der Werte erreicht werden konnte. Um eine einheitliche Vorgehensweise für die Mittelwertvergleiche zu gewährleisten, wurde auf den etwas aussagekräftigeren T-Test verzichtet und ausschließlich der Mann-Whitney-U-Test verwendet. Zur Berechnung signifikanter Unterschiede von Proportionen (Mortalitätsraten überwinternder Larven und Expositionen besiedelter und unbesiedelter Habitate) wurde der z-Test angewandt (vgl. BÜHL & ZÖFEL 2002).

Um die Vergleichbarkeit von Klimaparametern wahren und einen Klimaindex aus mehreren gleichwertigen Variablen schaffen zu können, mussten diese Parameter normiert werden. Hierzu wurden folgende Formeln verwendet:

Normierung auf Maximum: Normierter Wert = Wert/Maximum * 100 %

Normierung auf Minimum: Normierter Wert = (Maximum-Wert)/(Maximum-Minimum) * 100 %

Hierbei wurde so verfahren, dass hohe Werte (max. 1) atlantisches und warmes Klima und niedrige Werte (min. 0) kontinentales und winterkaltes Klima anzeigen (Tab. 3.2). Die Einschätzung der Eignung der Klimaparameter als Indikatoren für ein kontinentales bzw. atlantisches Klima erfolgte auf Grundlage des aktuellen Klimaatlas (LUBW 2006). Der Klimaindex wurde aus der Summe der normierten Klimaparameter berechnet.

Tab. 3.2: Ausgewählte Klimaparameter und deren Bedeutung für ein kontinentales bzw. atlantisches Klima.

Parameter	Wert/Maß für Kontinentalität
Niederschlagsmenge [mm]	hoch: atlantisch, gering: kontinental
Jahresamplitude [° C]	hoch: kontinental, gering: atlantisch
Jahresmitteltemperatur [°]	hoch: atlantisch, gering: kontinental
Anzahl Eistage	hoch: kontinental, gering: atlantisch
Anzahl Frosttage	hoch: kontinental, gering: atlantisch
Anzahl Tage mit Schneedecke	hoch: kontinental, gering: atlantisch
Anzahl Sommertage	hoch: atlantisch, gering: kontinental
Tage bis Schneeglöckchenblüte	hoch: kontinental, gering: atlantisch
Tage bis Apfelblüte	hoch: kontinental, gering: atlantisch

Generell wurden ausschließlich Präsenz-Absenz-Daten der *Erebia*-Arten in die Analysen aufgenommen, da eine quantitative Auswertung etwa in Form von Abundanzklassen mit zahlreichen methodischen Schwierigkeiten (Abhängigkeit von Begehungszeitpunkt und Witterung, in Bezug auf Begehungsdauer- und -strecke standardisiertes Vorgehen notwendig) verbunden ist. Um die Unabhängigkeit von Variablen (in diesem Fall generell „Vorkommen vs. kein Vorkommen“) gegenüber verschiedenen Ausprägungen von Merkmalen (z. B. Habitattyp, Exposition, Nutzung) zu überprüfen, wurde der χ^2 -Test nach Pearson durchgeführt (BÜHL & ZÖFEL 2002, LEYER & WESCHE 2007). Neben der Fehlerquadratsumme (χ^2), der Anzahl der Freiheitsgrade (df) und einem dreistufigen Signifikanzniveau (s. o.) für die Gesamtanalyse wurde für jeden Einzelparameter ein Wert für die standardisierten Residuen angegeben. Dieser wurde als signifikant erachtet, wenn er ≤ -2 oder $\geq +2$ war (vgl. BACKHAUS et al. 2006).

Um Unterschiede zwischen Bezugsräumen hinsichtlich spezifischer Parameter deutlich zu machen, wurde eine One-Way-ANOVA angewandt (BÜHL & ZÖFEL 2002, LEYER & WESCHE 2007). Hierdurch lassen sich die Variablen (in diesem Fall die Bezugsräume) unter Einhaltung der Signifikanzniveaus (s. o.) in verschiedene Gruppen einteilen. Außerdem wird die Anzahl der Freiheitsgrade (df) angegeben. Für die One-Way-ANOVA wurde die für diese Fragestellungen optimierte Scheffé-Prozedur ausgewählt. Diese gilt als eher konservative Methode zur Einschätzung der Signifikanzniveaus (BACKHAUS et al. 2006). Das Resultat dieser Berechnung findet sich in zahlreichen Ergebnis-Tabellen dieser Arbeit in Form der hochgestellten Buchstaben wieder.

Um die Einflussgrößen verschiedener Parameter auf ein Vorkommen der Arten herauszufiltern, wurden komplexe Analyse-Methoden angewandt. Besonders geeignet sind hierfür binäre logistische Regressionen und Diskriminanzanalysen (DENNIS & EALES 1997, ANTHES et al. 2003, ANTHES et al. 2008, BAUERFEIND et al. 2008).

Bei der binären logistischen Regression werden aufgrund der Verwendung von Präsenz-Absenz-Daten ordinal- und ratioskalierte Variablen in nominalskalierte überführt (LEYER & WESCHE 2007). Um Multikollinearität zu vermeiden, wurden stark untereinander korrelierende Parameter (Spearman'sche Rang-Korrelation $r_s > 0,5$) entfernt bzw. auf jeweils einen Parameter reduziert (vgl. SCHRÖDER 2000, SCHADT 2002). Es wurde die rückwärts gerichtete, schrittweise Methode gewählt, um die Parameter inklusive ihrer Einflussgröße in das Modell zu integrieren (vgl. HOSMER & LEMESHOW 2000, BINZENHÖFER 2005). Variablen mit einem Signifikanzniveau von $p \leq 0,05$ wurden in die Analyse aufgenommen (vgl. SCHRÖDER 2000, BINZENHÖFER 2005). Um die Güte des Modells zu beurteilen, wurde Nagelkerkes R-Quadrat bestimmt (BINZENHÖFER 2005). Außerdem wurde der Prozentsatz der richtig zugeordneten Fälle als Maß für die Güte der Analyse gewählt. Diejenigen Parameter, die in die Analyse eingeflossen sind, wurden in der Reihenfolge ihrer Wertigkeit, jedoch ohne fest definierten Wert der Einflussgröße angezeigt. Binäre logistische Regressionen liefern als Basis für Habitatmodelle wichtige Informationen zwischen Arten und ihren Lebensräumen und sind außerdem in der Lage, die Effekte von Änderungen der Lebensbedingungen (Lebensraum, Klima) aufzeigen zu können (LEYER & WESCHE 2007).

Die Diskriminanzanalyse wurde ausgewählt, da sie geeignet ist, die Unterschiede zwischen Gruppen hinsichtlich ihrer Variablen und die Einflussgröße der Variablen darzustellen (LEYER & WESCHE 2007). Signifikante Parameter ($p \leq 0,05$) werden als standardisierte kanonische Diskriminanzkoeffizienten mit in die Analyse einbezogen und liefern einen mit der Wertigkeit des Parameters negativ oder positiv korrelierten Wert. Um wiederum Multikollinearität zu vermeiden, wurden stark untereinander korrelierende Parameter (Spearman'sche Rang-Korrelation $r_s > 0,5$) entfernt bzw. auf jeweils einen Parameter reduziert (LEYER & WESCHE 2007). Als Gütekriterium bei der Diskriminanzanalyse dient primär der Eigenwert, der die Trennkraft der Diskriminanzfunktion angibt. Je höher dieser Wert ist, desto größer ist die Trennkraft der Parameter in Bezug auf die untersuchten Gruppen (LEYER & WESCHE 2007). Als weiteres Gütekriterium wurde wiederum die Anzahl der richtig zugeordneten Fälle ausgewählt. Da die Anzahl der Objekte für jede Gruppe mehr als drei Mal so groß ist wie die Zahl der diskriminierenden Variablen, ist die Analyse relativ robust gegenüber Verletzungen der Voraussetzungen für die Durchführung einer Diskriminanzanalyse (Homogenität und Normalverteilung der Daten) (vgl. WILLIAMS & TITUS 1988). Mithilfe der diskriminierenden Variablen und ihren standardisierten Diskriminanzkoeffizienten wurden Optimalhabitate für die *Erebia*-Arten definiert. Die „Habitatqualität“ schließt dabei nur geographische, makro- und mikrostrukturelle Parameter ein. Die „Lebensraumqualität

nach Habitat- und Klimaparametern“ berücksichtigt außerdem Klimaparameter. Diese beiden Größen konnten nun auf die untersuchten *Patches* extrapoliert werden. Hierdurch erhielt jedes Habitat einen Wert für die Habitatqualität und für die Lebensraumqualität nach Habitat- und Klimaparametern. Durch Erstellung von Ranglisten konnten die potentiell am besten geeigneten Habitate identifiziert und mit der tatsächlichen Situation verglichen werden. Der Vergleich von Habitatqualität und Lebensraumqualität nach Habitat- und Klimaparametern lieferte außerdem wertvolle Hinweise auf die Einflussgröße von Klimaparametern.

Einen anderen Ansatz verfolgt die letzte angewandte komplexe Analyseverfahren, die Hauptkomponentenanalyse. Im Gegensatz zu den beiden vorigen Analysen wird hierbei nicht in zwei (oder mehrere) Gruppen getrennt, sondern es erfolgt eine Dimensionsreduktion durch Vereinigung der Parameter zu wenigen Hauptkomponenten (BÜHL & ZÖFEL 2002, LEYER & WESCHE 2007). Die Hauptkomponenten lassen sich bei $n = 2$ (unter Nichtberücksichtigung weiterer Achsen) graphisch darstellen. Zwischen diesen Achsen erscheinen dann Gruppierungen von Punktwolken (im konkreten Fall besiedelte und nicht besiedelte Habitate). Die erste Hauptkomponentenachse vereint dabei Parameter, die untereinander stark korrelieren und in der Lage sind, den größten Anteil an der Gesamtvarianz zu erklären. Die zweite Achse vereint wiederum stark untereinander korrelierende Parameter und enthält den zweitgrößten und gleichzeitig von der ersten Hauptkomponente unabhängigen Anteil an der Gesamtvarianz. Der erklärte Anteil der Gesamtvarianz wird durch den Eigenwert und den prozentualen Anteil an erklärter Gesamtvarianz dargestellt (LEYER & WESCHE 2007). Hierbei sind Achsen mit Eigenwerten > 1 zu berücksichtigen. Der graphischen Veranschaulichung wegen werden die Hauptkomponentenachsen häufig auf die ersten beiden reduziert (s.o.). Die Analyse bietet außerdem die Möglichkeit, die einzelnen Parameter mit ihrer jeweiligen Einflussgröße (Ladung) auf die Hauptkomponentenachse darzustellen (LEYER & WESCHE 2007). Im konkreten Fall wurde als Extraktionsmethode „Hauptkomponentenanalyse“ und als Rotationsmethode „Varimax“ gewählt. Dies sind Standardverfahren, die für die vorliegenden Daten die besten Ergebnisse und eine erleichterte Interpretierbarkeit der Achsen ermöglichen (vgl. BÜHL & ZÖFEL 2002). Alle übrigen Ergebnisse wurden wie oben beschrieben dargestellt.

4. Ergebnisse

In der Folge wird nun detailliert auf alle Facetten der Verbreitung und Habitatsprüche von *E. medusa* eingegangen. Hierbei werden die folgenden Punkte behandelt:

1. Aufarbeitung bereits bekannter Daten zu Verbreitung und Lebensraumsprüchen (Hypothese 1)
2. Populationsentwicklung in den baden-württembergischen Naturräumen (Hypothese 1)
3. Arealregression in Baden-Württemberg anhand von Rasterkarten (Hypothese 1)
4. Metapopulationsstrukturen und Habitatsprüche in Baden-Württemberg (Hypothesen 2, 3, 5)
5. Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitate (Hypothesen 3, 5)
6. Klimakammerversuche zum Einfluss winterlicher Temperaturen auf die Larvalstadien (Hypothese 4)
7. Analyse von Klimaparametern in Hinblick auf die historische und aktuelle Verbreitung (Hypothesen 1, 4)
8. Komplexe Analysen mit Klima- und Habitatparametern zur Determination der wichtigsten Einflussgrößen auf das aktuelle Verbreitungsbild (Hypothesen 1-4)

4.1 *Erebia medusa*

4.1.1 Arealdynamik (Hypothese 1)

4.1.1.1 Literaturauswertung der Gesamtverbreitung

E. medusa ist sibirisch-europäisch bzw. boreo-montan-subkontinental verbreitet (KUDRNA 2002) (Abb. 4.1). Ihre Vorkommen erstrecken sich von Zentralfrankreich über große Teile Mittel- und Osteuropas, das nördliche Kleinasien, den Transkaukasus bis nach Sibirien und Ostchina (EBERT & RENNWALD 1991b, HUEMER 2004).

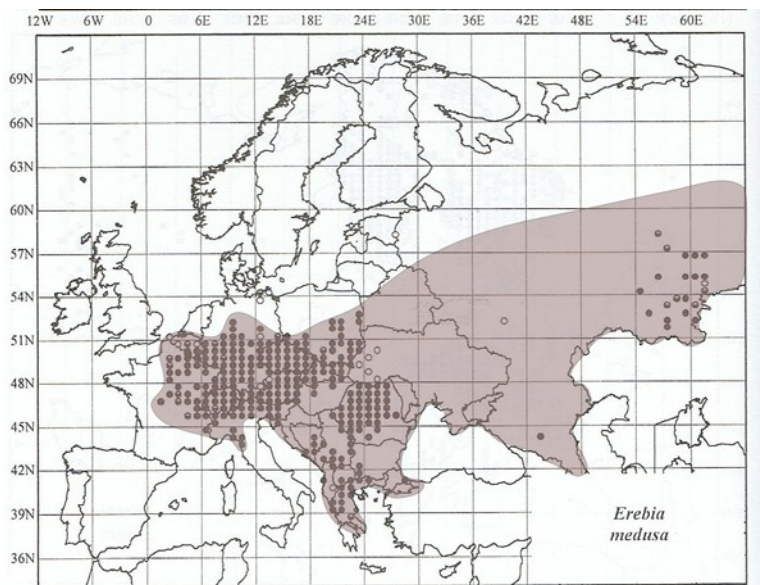


Abb. 4.1: Europäische Verbreitung von *E. medusa*. Karte verändert nach TOLMANN & LEWINGTON (1998) und KUDRNA (2002).

4.1.1.2 Literaturauswertung der Verbreitung in Zentraleuropa

Frankreich: Von Zentralfrankreich über den Nordosten verbreitet, jedoch im Rückgang; fehlt in Nordwest- sowie in ganz Südfrankreich (LAFRANCHIS 2000).

BeNeLux: Nur im Süden Belgiens (Ardennen) mit Kontakt zu den französischen Populationen anzutreffen, in Luxemburg allgemein verbreitet (LAFRANCHIS 2000).

Schweiz: Im Jura noch weit verbreitet, jedoch rückläufig; im Schweizer Mittelland schon stark zurück gedrängt und heute nur noch relikitär vorhanden; in den Alpen im Einzugsbereich von Rhein und Rhone nur sehr lückenhaft verbreitet; im Wallis fehlt die Art ganz; weit verbreitet und häufig im Engadin und im Tessin (GONSETH 1987, SBN 1987, SONDEREGGER 2005). Im Grenzgebiet zu Baden-Württemberg, im Tafeljura

und im Sundgau noch aktuell nachgewiesen, während Funde aus dem Basler Großraum schon länger zurück liegen (ALTERMATT et al. 2006).

Österreich: In Österreich in Vorarlberg von der Ebene bis an die obere Grenze der montanen Stufe verbreitet; im Montafon fast vollständig fehlend (AISTLEITNER 1999).

Italien: In Norditalien in den Ligurischen Alpen verbreitet (TOLMAN & LEWINGTON 1998).

Osteuropa: In Tschechien und in der Slowakei die häufigste Art der Gattung und bis in die niedrige Stufe des Hochlandes weit verbreitet (BELIN 1999). In Bulgarien ist die Art im Bergland von 500-2400 m NN verbreitet (BURESCH & TULESCHKOW 1929, ABADJEV 2001).

4.1.1.3 Literaturlauswertung der Verbreitung in Deutschland

E. medusa ist in Deutschland weit verbreitet, jedoch vor allem in den nördlichen Bundesländern selten und gefährdet (Tab. 4.1). Im Folgenden soll ein kurzer Überblick über die besiedelten Bundesländer gegeben werden.

Tab. 4.1: Rote Liste der drei *Erebia*-Arten in den deutschen Bundesländern nach SETTELE et al. (2005).

	SH	HH	MV	NI	ST	BE	BB	SN	TH	HE	NW	RP	SL	BW	BY
<i>Erebia medusa</i>	-	-	1/+	2/+	3/+	-/x	0/x	2/+	-/+	2/+	2/+	V/+	3/+	V/+	V/+
<i>Erebia aethiops</i>	-	-	0/0	2/+	2/+	-/x	0/+	R/+	3/+	2/+	1/+	1/+	0/x	V/+	V/+
<i>Erebia ligea</i>	-	-	-	V/+	3/+	-	-	-/+	-/+	3/+	2/+	2/+	-	V/+	V/+

Bundesländer: SH = Schleswig-Holstein, HH = Hansestadt Hamburg, MV = Mecklenburg-Vorpommern, NI = Niedersachsen, ST = Sachsen-Anhalt, BE = Berlin, BB = Brandenburg, SN = Sachsen, TH = Thüringen, HE = Hessen, NW = Nordrhein-Westfalen, RP = Rheinland-Pfalz, SL = Saarland, BW = Baden-Württemberg, BY = Bayern; Gefährungskategorien: Vor Schrägstrich: Rote-Liste-Einstufung. Nach Schrägstrich: Vorkommen im Bundesland. - = kein Vorkommen, + = Vorkommen nach 1980, x = Vorkommen 1945-1980, o = Vorkommen vor 1945.

Mecklenburg-Vorpommern: Vom Aussterben bedroht. Während die Art Ende der 1950er-Jahre hier noch häufig und überall zu finden war, ist sie im norddeutschen Flachland heute fast völlig verschwunden. Mitte der 1990er-Jahre existierte nur noch eine einzige Population bei Helmstedt (WEIDEMANN 1995).

Niedersachsen: Stark gefährdet. Nur noch einzelne Vorkommen bestehen im Harz, am südlichen Harzrand und im Umfeld des Zusammenflusses von Werra und Fulda. Der nordöstlichste Fundort existierte bei Celle, doch hier ist die Art schon seit Jahrzehnten ausgestorben. Gleichfalls gibt es keine aktuellen Nachweise mehr aus dem Umfeld von Osnabrück, Hannover und Braunschweig (CDL NIEDERSACHSEN 2009).

Sachsen-Anhalt: Gefährdet.

Brandenburg: Ausgestorben. Ehemals aus dem Fläming bekannt (WEIDEMANN 1995).

Sachsen: Stark gefährdet. In den 1960er- und 1970er-Jahren aus Westsachsen verschwunden. Auch aus anderen tieferen Lagen liegen fast ausschließlich alte Nachweise vor (z.B. Mittelsachsen, Dresdner Region, östliches Südwestsachsen). Eine Verbreitungslücke besteht außerdem in den Kammlagen des Erzgebirges (KLAUSNITZER & REINHARDT 2006, REINHARDT et al. 2007). Trotz dieser Verbreitungslücke hat sie ihr Areal im Gebirge erweitert, ihre Habitate in den unteren Gebirgslagen jedoch eingebüßt. Die niedrigsten Fundorte liegen aktuell bei 500-600 m NN (DIETRICH 2004, REINHARDT et al. 2007).

Thüringen: Ungefährdet. In Nordwest-, Mittel- und Südthüringen noch weit verbreitet, z.B. in der Rhön, im Grabfeld, Hainich, Eichfeld und im Vorland des Thüringer Waldes; besiedelt bevorzugt die colline bis montane Stufe, im Thüringer Becken fehlend (THUST et al. 2006).

Hessen: Stark gefährdet. In den 1950er-Jahren weit verbreitet, heute nur noch im Vogelsberg und im hohen Westerwald verbreitet (KLAMIS 2009). Im Grenzgebiet zwischen Hessen und Nordrhein-Westfalen tritt die Art noch in den Magerrasen der Medebacher Bucht auf (WIERZCHOWSKI 2004).

Nordrhein-Westfalen: Stark gefährdet. Nur gebietsweise, etwa im Diemeltal noch verbreitet (FARTMANN 2004).

Rheinland-Pfalz: Vorwarnliste. Aus Rheinland-Pfalz liegen sehr detaillierte Verbreitungsinformationen

vor (SCHULTE et al. 2007). Demnach war die Art niemals in den warmen und tief gelegenen Regionen des Rheinhessischen Tafel- und Hügellandes sowie des Haardtrandes verbreitet. Erloschen ist die Art dagegen im Vorderpfälzer Tiefland, im Zweibrücker Westrich und im Pfälzerwald. Aktuelle Vorkommen noch im Nordpfälzer Bergland, im Oberen Nahebergland (Truppenübungsplatz) und in der Kaiserslauterner Senke. In der Rheinebene zu Beginn des 20. Jahrhunderts noch häufig anzutreffen, auch Mitte des 20. Jahrhunderts wurde die Art noch als „recht häufig“ in der Rheinebene bezeichnet (DE LATTIN et al. 1957). Zuerst setzte der Rückgang in der Oberrheinebene, dann im Haardtgebirge und darauf im südwestlichen Dahn-Annweilerer Felsenland und zuletzt im Zweibrücker Westrich ein (SCHULTE et al. 2007).

Saarland: Gefährdet; vor allem im Tiefland rückläufig (SCHMITT 2002a).

Bayern: Vorwarnliste. Auch in Bayern ist die ehemals häufige Art etwa im östlichen Oberbayern selten geworden. Verbreitet noch im Unterbayerischen Hügelland und im Voralpinen Hügel- und Moorland (SCHWIBINGER, schriftl.).

4.1.1.4 Literaturoswertung der Lebensräume

E. medusa kann als mesophile Art des Offenlandes bezeichnet werden, die jedoch auch bereichsweise ins Waldesinnere eindringen kann (BLAB & KURDNA 1982, WEIDEMANN 1995, SETTELE et al. 1999, HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005). Die Art ist außerdem ein Verschiedenbiotopbewohner, der sowohl an Feucht- wie auch an Trockenstandorten angetroffen werden kann (SETTELE et al. 1999, AISTLEITNER 1999, HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005). Im Folgenden sollen detaillierte Habitatbeschreibungen aus verschiedenen Regionen (Mittel-)Europas folgen, um das komplette Spektrum besiedelbarer Habitate darstellen zu können. Wie viele andere Schmetterlinge auch (SETTELE et al. 1999) besiedelt *E. medusa* je nach Region oder Höhenlage durchaus unterschiedliche Lebensräume.

Die folgende Tabelle (Tab. 4.2) soll einen Überblick über besiedelbare Habitate geben:

Tab. 4.2: Charakteristische besiedelte Habitate von *E. medusa* in Mitteleuropa und in den Alpen.

Habitat	Region
Lichte Waldbereiche, Waldlichtungen, Sturmwurfflächen, Waldschneisen, Kahlschläge ^{4, 11, 12, 16, 22, 24, 25}	Mitteleuropa
Waldränder, gehölzreiche Übergangsbereiche, Saumstrukturen ^{4, 9, 11, 20, 21, 22, 24, 25}	Mitteleuropa, Alpenregion
Grashänge und Schluchten oberhalb der Waldgrenze ^{10, 24}	Alpenregion
(Verbuschte) Halbtrockenrasen am Waldrand, Wacholderheiden ^{1, 2, 4, 5, 6, 10, 12, 18, 20, 21, 22, 25}	Mitteleuropa, Alpenregion
Niedermoore und degenerierte Hochmoore, Feuchtwiesen, Streuwiesen, Hochmoorränder ^{1, 4, 8, 10, 12, 13, 15, 21, 22}	Mitteleuropa, Alpenregion
Böschungen, Verkehrsnebenflächen, Straßentrassen, Bahndämme ^{3, 4, 5, 7, 16, 17, 18}	Mitteleuropa
Magere frisch-feuchte Wiesen, Salbei-Glatthaferwiesen, Kohldistelwiesen ^{1, 3, 4, 9, 16, 21, 22}	Mitteleuropa, Alpenregion
Extensiv bewirtschaftete Bergwiesen und Weiden ^{1, 2, 4, 10, 11, 18, 22}	Mitteleuropa, Alpenregion

1 = AISTLEITNER (1999), 2 = CDL NIEDERSACHSEN (2009), 3 = EBERT (1985), 4 = EBERT & RENNWALD (1991b), 5 = SCHULTE et al. (2007), 6 = FARTMANN (2004), 7 = GOLDSCHALT (1998), 8 = GUHL (1984), 9 = HEIN (1985), 10 = HUEMER (2004), 11 = KLAUSNITZER & REINHARDT (2006), 12 = LAFRANCHIS (2000), 13 = MEINEKE (1982), 14 = REINHARDT et al. (2007), 15 = SBN (1987), 16 = SCHÄFER (1980), 17 = SCHMITT (1993), 18 = SCHMITT (2002a), 19 = SCHMITT (2002b), 20 = SETTELE et al. (1999), 21 = SONDEREGGER (2005), 22 = STETTNER et al. (2007), 23 = THUST et al. (2006), 24 = TOLMAN & LEWINGTON (1998), 25 = WEIDEMANN (1995)

4.1.1.5 Literaturoswertung der besiedelten Habitate in Europa

Österreich: Trockenrasen, aber auch auf mesophilen bis hygrophilen Wiesen und Weiden. Häufig auf extensiv bewirtschafteten Bergmähdern, auf subalpinen Weiderasen sowie auf Lärchenwiesen. Auch auf leicht gedüngten Fettwiesen (HUEMER 2004). In Vorarlberg in Pfeifengraswiesen und Flachmooren der unteren Talstufe, in sekundären Halbtrockenrasen der Flussdämme und in blütenreichen Magerrasen und einschürigen Bergmähdern (Trespen- und Goldhaferwiesen) (AISTLEITNER 1999).

Frankreich: Heiden, Kahlschläge, Lichtungen, Feuchtwiesen und mesoxerophile Wiesen (LAFRANCHIS 2000). Im Jura auf eutrophen Bracheflächen mit Brennessel (*Urtica dioica*), in den Hochlagen auch an völlig windexponierten, offenen Stellen (SCHMITT 2002b).

Schweiz: Magerwiesen, Streuwiesen und feuchte Wiesen am Rande von Sümpfen und Hochmooren,

extensiv genutzte Weiden (Tessin) und krautige und hochgrasige Wiesen der subalpinen Zone (SBN 1987). Offenes Grünland (trocken und feucht), entlang von Waldrändern und in sehr lichten Strauchgesellschaften. Außerdem an Hochmoorrändern und auf Magerrasen. Im Gebirge auf Wiesen und Weiden mit dichtem Grasbewuchs (SONDEREGGER 2005).

Osteuropa: In Tschechien und in der Slowakei weit verbreitet in der Laubwaldzone und in niedriger Stufe des Hochlandes (BELIN 1999), in der Slowakei z.B. auf einer montanen, *Ranunculus*-reichen Mähwiese (SCHMITT 2002b). In Ungarn auf einer Mähwiese mit Eutrophierungserscheinungen und geringem Windschutz (SCHMITT 2002b).

4.1.1.6 Literaturlauswertung der besiedelten Habitate in Deutschland

Mecklenburg-Vorpommern: Die letzte Population existiert in einem feuchten Laubmischwald zusammen mit dem Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*) (WEIDEMANN 1995).

Niedersachsen: Etwas feuchtere Magerrasen und Berg-Mähwiesen mit den Kennarten Perücken-Flockenblume, Wald-Storchnabel, Bärwurz, Schwarze und Ährige Teufelskralle sowie Wald-Rispengras. Berg-Mähwiesen werden vor allem im Harz besiedelt (CDL NIEDERSACHSEN 2009).

Sachsen: Auf mageren bis frischen mehr oder weniger feuchten Wiesen und Lichtungen in Wald- oder Gehölznähe oder auf breiten Wegschneisen mit höherwüchsigen Gräsern. Bergwiesen, nicht oder wenig genutzte Waldwiesen, ungestörte Grasfluren in Waldnähe, Wiesenstreifen an Waldrändern und -wegen (DIETRICH 2004, KLAUSNITZER & REINHARDT 2006).

Thüringen: Auf mageren, meist frischen Wiesen mit Windschutz von Gehölzen (THUST et al. 2006).

Nordrhein-Westfalen: Großflächige Halbtrockenrasen-Komplexe im Diemeltal (FARTMANN 2004).

Rheinland-Pfalz: Untere Partien von Magerrasenhängen (Oberpfälzer Jura) (WEIDEMANN 1995). Magere Wiesenbiotope, wechselfeucht bis trocken, meist in unmittelbarer Waldnähe, z.B. auf einer frischen, besonnten, extensiv beweideten Wiesenzone mit buschigen und grasigen, eher trockenen Säumen. Außerdem Halbtrockenrasen und wechselfeuchte Mähwiesen. Hier lebt die größte Population der Pfalz (40 Ex.) in einem Mosaik aus Wiesen, Waldrändern und Brachen (SCHULTE et al. 2007). In der Eifel auf Trespen-Halbtrockenrasen und schafbeweideten Wacholderheiden (WEIDEMANN 1995, SCHMITT 2002b). Im Rhein-Pfalz-Kreis mittlerweile ausgestorben und auch in der sonstigen Pfalz stark rückläufig (ELLER & FILUS 2009).

Saarland: Primär in Magerbrachen, jedoch auch in meist frischen Wiesen (Ellenberg-Zeigerwerte: 5-5,5) und in nassen Wiesen (7-8) mit niedrigen Stickstoffwerten und entsprechend niedrigwüchsiger Vegetation unter 30 cm, windgeschützt (SCHMITT 1993, 2002a). Außerdem auf schafbeweideten Wacholderheiden und spät gemähten mageren Mähwiesen (SCHMITT 2002a).

Bayern: In feuchten und trockenen, nährstoffarmen Lebensräumen. Halbtrockenrasen in Waldnähe, Streuwiesen, Bergwiesen und -weiden, Waldlichtungen und buschreiche Trockenhänge von den Niederungen bis über 2000 m Höhe (STETTNER et al. 2007). Außerdem verbuschende Magerrasen (nördl. Frankenalb), Lichtungen und Ränder von Waldwegen durch luftfeuchte Wälder (Steigerwald), Reste von Kalkheiden und Brachen eher trockener Stromtal-Pfeifengraswiesen mit Streufilz-Bildung (Südbayern) (WEIDEMANN 1995).

Baden-Württemberg: Kalkreiche Mager- und Trockenrasen in Waldnähe, an buschreichen Trockenhängen (Wacholderheiden) sowie deren Versaumungsstadien. Ferner lichte Trockenwälder (südliche Oberrheinebene) sowie Wald- und Gebüschränder und Böschungen in Weinbergsgebieten (Kaiserstuhl). Des Weiteren Lichtungen (Waldwiesen), Ränder und Wege in Laubmischwäldern sowie walddnahe Glatthafer- und Kohldistelwiesen. Im Bergland Bergwiesen und -weiden, Silikatmagerrasen und noch intakte oder brachgefallene Pfeifengraswiesen. An Feuchtstandorten an Rändern oder auf Lichtungen und Wegen feuchter Laubmischwälder (Buchen-Tannenwald) oder Nadelwälder (Tannen-Fichtenwald) sowie auf Feuchtwiesen am Rande der Moore (EBERT & RENNWALD 1991b). Außerdem alle Niedermoortypen, besonders Kohldistel-Glatthaferwiesen und Kohldistel-Pfeifengraswiesen (MEINEKE 1982).

4.1.1.7 Literaturoswertung der Höhenverbreitung

Generell reicht die Höhenverbreitung von *E. medusa* von etwa 300-2300 m NN (TOLMAN & LEWINGTON 1998). Regional reichen die Vorkommen jedoch auch tiefer hinab, so kam die Art ehemals in der baden-württembergischen Oberrheinebene oder aktuell in Mecklenburg-Vorpommern unterhalb von 200 m NN vor (EBERT & RENNWALD 1991b, WEIDEMANN 1995). Nördlich der Alpen liegt die Höhen-Verbreitungsgrenze bei etwa 1200 m NN (SBN 1987, SONDEREGGER 2005, SCHMITT schriftl.). In den Südalpen ist *E. medusa* dagegen auch in Höhenlagen von über 2000 m NN anzutreffen (HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005), wobei es sich hierbei um gänzlich andere genetische Linien handelt (SCHMITT schriftl.).

Für Südtirol werden Höhenlagen von 600-2200 m NN, für Vorarlberg 400-1200 m NN (meist zwischen 400 und 700 m NN) angegeben (AISTLEITNER 1999, HUEMER 2004). In der Schweiz liegt die Verbreitung zwischen 560 m NN bis knapp über die Waldgrenze (SBN 1987, SONDEREGGER 2005). In Frankreich steigt die Art bis auf etwa 1800 m NN hinauf (LAFRANCHIS 2000), ist jedoch auch in den Tieflagen des Elsaß anzutreffen, dort aber stark rückläufig und mittlerweile vom Aussterben bedroht (TREIBER 2003). In Bulgarien ist sie in den Bergen von 500-2400 m NN verbreitet (ABADIJEV 1993, BURESCH & TULESCHKOW 1929), in Tschechien und der Slowakei in der Laubwaldzone und in niedriger Stufe des Hochlandes (BELIN 1999).

In Deutschland besiedelt *E. medusa* bevorzugt Mittelgebirgslagen zwischen 400 und 800 m NN. Dies sind beispielsweise der Harz (Niedersachsen), das Erzgebirge (Sachsen), der Hunsrück (Rheinland-Pfalz), der Thüringer Wald (Thüringen), das Alpenvorland (Bayern und Baden-Württemberg), die Schwäbische Alb und der Schwarzwald (Baden-Württemberg). Aus vielen tiefer liegenden Regionen war *E. medusa* ehemals bekannt, ist dort aber mittlerweile erloschen. So kam die Art im Norddeutschen Tiefland (100-200 m NN, Mecklenburg-Vorpommern), im Fläming (100-200 m NN, Brandenburg) und in der Umgebung von Hannover, Osnabrück und Celle (50-150 m NN, Niedersachsen) vor (WEIDEMANN 1995, CDL NIEDERSACHSEN 2009). Auch in Sachsen hat *E. medusa* ihre Vorkommen in Höhenlagen unterhalb 500-600 m NN eingebüßt (DIETRICH 2004, REINHARDT et al. 2007). In Rheinland-Pfalz und im Saarland ist die Art ebenfalls rückläufig in den unteren Lagen und regional (Oberrheinebene) schon verschwunden (SCHULTE et al. 2007, SCHMITT 2002a, b). Dasselbe trifft auf die niederen Lagen Baden-Württembergs (Oberrheinebene, Kraichgau) und Bayerns (SCHWIBINGER schriftl.) zu. Auch in der Schweiz ist *E. medusa* vor allem in den tiefen Lagen des Schweizer Mittellandes und des Tessins stark rückläufig (SONDEREGGER 2005).

4.1.1.8 Literaturoswertung des Entwicklungszyklus

Aus Baden-Württemberg liegen kaum Daten zum Entwicklungszyklus von *E. medusa* vor (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b).

Wahrscheinlich ist die Larvalentwicklung in höheren Lagen (z.B. im Alpengebiet) zweijährig, während sie in den tieferen Lagen einjährig ist (TOLMAN & LEWINGTON 1998). In Deutschland dauert die Entwicklung außerhalb der Alpenregion wahrscheinlich überall nur ein Jahr, so z.B. in Sachsen (REINHARDT et al. 2007). In der Schweiz ist die Entwicklung für gewöhnlich zweijährig, jedoch lokal oder sogar innerhalb einzelner Populationen auch einjährig (SBN 1987, SONDEREGGER 2005). Im zweijährigen Entwicklungszyklus überwintert die L2 (2. Larvenstadium) das erste Mal und die L3 im zweiten Jahr (SONDEREGGER 2005).

4.1.2 Literaturoswertung der Regionalverbreitung (Hypothese 1)

E. medusa war und ist auch aktuell die am weitesten verbreitete *Erebia*-Art in Baden-Württemberg. Alle Bezugsräume werden besiedelt, wobei es regional große Unterschiede in der Häufigkeit des Auftretens der Art gibt. Hauptverbreitungsgebiete sind heutzutage eindeutig die flächendeckend besiedelte Schwäbische Alb und die angrenzenden südlichen Gäulandschaften bis hin zum Südschwarzwald. Weitere kleinere Metapopulationen existieren im Nordteil der Oberen Gäue (Heckengäu), im Tauberland, im Jagsttal und in Oberschwaben. Im Albvorland, im Kraichgau, im Hegau und in den Keuperwaldbergen halten sich momentan noch wenige Vorkommen, die als Relikte ehemaliger größerer Metapopulationen in diesen Regionen gewertet werden können. Dagegen ist *E. medusa* in der Oberrheinebene, am Bodensee und im Nordschwarzwald höchstwahrscheinlich bereits erloschen.

In der Folge soll die Historie des Rückgangs in den einzelnen Naturräumen detailliert aufgezeigt werden, um einen besseren Einblick in das Ausmaß der Entwicklung erhalten zu können. Einen Überblick über die

aktuelle Verbreitungssituation gibt Tab. 4.3.

Im Anhang findet sich außerdem eine weitere Tabelle (Tab. 7.1) mit allen im Untersuchungszeitraum aufgesuchten (aktuell und ehemals) besiedelten Habitaten.

Tab. 4.3: Naturräume Baden-Württembergs und deren historische und aktuelle Besiedlung durch *E. medusa*

Region	Naturraum 4. Ordnung	Vorkommen	Letztnachweis	Kontrolle
Südliche Oberrheinebene	Dinkelberg	1	vor 1900	Nein
	Hochrheintal	3	1974	Nein
	Freiburger Bucht	1	1943	Nein
	Kaiserstuhl	6	1964	Ja (2010)
	Markgräfler Hügelland	5	1978	Nein
	Markgräfler Rheinebene	8	1995	Ja (2010)
Mittlere Oberrheinebene	Offenburger Rheinebene	2	1906	Nein
Nördliche Oberrheinebene	Hessische Rheinebene	1	1920	Nein
	Neckar-Rheinebene	1	1930	Nein
	Nördliche Oberrheinniederung	3	bis 1950	Nein
	Hardtebenen	5	1944	Nein
Kraichgau und Neckarbecken	Strom- und Heuchelberg	5	2000	Ja (2012)
	Kraichgau	20	2012	Ja (2012)
	Neckarbecken	16	2009	Ja (2011)
Tauber- und Bauland	Bauland	9	2010	Ja (2011)
	Tauberland	52	2012	Ja (2012)
Kocher-Jagst-Region	Frankenhöhe	1	2007	Ja (2011)
	Hohenloher-Haller Ebene	17	2012	Nein
	Kocher-Jagst-Ebenen	13	2011	Ja (2011)
Keuperwaldberge	Mittelfränkisches Becken	1	1991	Ja (2004, MEIER, schriftl.)
	Schurwald und Welzheimer Wald	3	2006	Nein
	Schwäbisch-Fränkische Waldberge	16	2012	Ja (2011)
Albvorland	Stuttgarter Bucht	1	1931	Nein
	Filder	1	1986	Nein
	Mittleres Albvorland	4	2010	Nein
	Südwestliches Albvorland	11	2011	Nein
	Schönbuch und Glemswald	45	2012	Ja (2012)
	Östliches Albvorland	4	2011	Ja (2011)
Obere Gäue	Obere Gäue Nordteil (Heckengäu)	70	2012	Ja (2011)
	Obere Gäue Südteil	61	2011	Ja (2011)
	Baar	19	2012	Ja (2011)
	Alb-Wutachgebiet	10	2010	Ja (2010)
Nordschwarzwald	Schwarzwald-Randplatten	12	2008	Nein
Südschwarzwald	Mittlerer Schwarzwald	3	1968	Nein
	Südöstlicher Schwarzwald	7	2010	Ja (2010)
	Hochschwarzwald	40	2010	Nein
Ostalb	Albuch und Härtsfeld	52	2012	Ja (2011)
	Lonetal-Flächenalb	18	2011	Nein
Mittlere Alb	Mittlere Kuppenalb	143	2012	Ja (2012)
	Mittlere Flächenalb	95	2012	Ja (2012)
Westalb	Randen	2	1998	Nein
	Hohe Schwabenalb	18	2012	Ja (2010)
	Baaralb und Oberes Donautal	52	2012	Ja (2011)
	Hegualb	15	2012	Ja (2011)
Nördliches Oberschwaben	Hügelland der Unteren Riss	7	2000	Ja (2010)
	Holzstöcke	3	2000	Nein
	Oberschwäbisches Hügelland	24	1997	Ja (2012)
	Unteres Illertal	4	2007	Nein
	Donauried	2	2010	Nein

Region	Naturraum 4. Ordnung	Vorkommen	Letztnachweis	Kontrolle
	Donau-Ablach-Platten	36	2012	Ja (2012)
	Riß-Aitrach-Platten	18	2011	Ja (2011)
Allgäu und Adelegg	Westallgäuer Hügelland	23	2011	Ja (2011)
Bodenseeregion	Bodenseebecken	3	1981	Ja (2011)
	Hegau	30	2012	Ja (2011)

Legende: Vorkommen = Anzahl der jemals im jeweiligen Naturraum bekannt gewordenen Populationen; Kontrolle = Naturraum wurde auf aktuelle Vorkommen der Art kontrolliert (Ja), Angabe mit Jahreszahl der letzten Begehung.

4.1.2.1 Südlicher Oberrhein

In der Südlichen Oberrheinebene war *E. medusa* in den Naturräumen Dinkelberg, Hochrheintal, Markgräfler Hügelland, Markgräfler Rheinebene, Kaiserstuhl und Freiburger Bucht verbreitet (Tab. 4.3). Während die Naturräume Dinkelberg und Hochrheintal nur einmal als Fundorte erwähnt werden, sind aus den anderen Regionen Nachweise von mehreren Fundorten und über eine längere Zeitspanne bekannt geworden. In der Freiburger Bucht kam *E. medusa* ehemals in den Mittelwäldern des Mooswalds bei Freiburg i. B. vor, der letzte Nachweis datiert aus dem Jahre 1943 (Tab. 4.3). Vom Kaiserstuhl war die Art schon vor Beginn des 20. Jahrhunderts bekannt, verschwand von dort aber wahrscheinlich schon in den 1960er-Jahren (vgl. ZINNERT 1966). Etwas länger hielt sie sich im Markgräfler Hügelland, wo die Art zumindest bis 1978 am Isteiner Klotz nachgewiesen werden konnte. In der Markgräfler Rheinebene hielt *E. medusa* sogar bis in die 1990er-Jahre im NSG Käfigeckengrund bei Grißheim (Messtischblatt (MTB) 8111) durch, ist aber seitdem auch von dort nicht mehr nachgewiesen (vgl. ALTERMATT et al. 2006).

4.1.2.2 Mittlerer Oberrhein

Aus der Mittleren Oberrheinebene wurden nur zwei Nachweise von *E. medusa* zu Beginn des 20. Jahrhunderts bekannt und zwar aus der Offenburger Rheinebene (Tab. 4.3). Die Art war in dieser Region zumindest seit Beginn der faunistischen Aufzeichnungen über Tagfaltervorkommen in Baden-Württemberg nur sehr lokal verbreitet und ist heutzutage mit Sicherheit dort ausgestorben.

4.1.2.3 Nördlicher Oberrhein

E. medusa war ehemals in den Naturräumen Hessische Rheinebene, Neckar-Rheinebene, Nördliche Oberrheinniederung und Hardt-Ebenen verbreitet (Tab. 4.3). Aus der Hessischen und der Neckar-Rheinebene existieren lediglich Einzelnachweise aus den 1920er- bzw. 1930er-Jahren. Auch in der Nördlichen Oberrheinniederung ist die Art wahrscheinlich schon früh ausgestorben. Aufgrund des Fehlens der Originaldaten kann das Aussterben jedoch nur auf den Zeitraum zwischen 1900 und 1950 beziffert werden (nach EBERT & RENNWALD 1991b). In den Hardtebenen kam *E. medusa* im Hardtwald bei Karlsruhe (MTB 6916) bis zu Beginn des 20. Jahrhunderts und bei Graben-Neudorf im Kammerforst (MTB 6816) zumindest bis 1944 vor, doch auch aus dieser Region ist die Art mittlerweile genauso mit Sicherheit verschwunden wie aus dem gesamten Nördlichen Oberrhein.

4.1.2.4 Kraichgau und Neckarbecken

Angrenzend an die Nördliche Oberrheinebene war (und ist) *E. medusa* regional im Kraichgau, im Neckarbecken sowie im Strom- und Heuchelberg verbreitet (Tab. 4.3). Im Strom- und Heuchelberg existierten zumindest zur Jahrtausendwende Populationen auf Halbtrockenrasen-Brachen bei Häfnerhaslach (NSG Unterer Berg, MTB 6919). Doch dieses ehemalige Vorkommen konnte trotz wiederholter Kontrollen nicht mehr bestätigt werden. Im Kraichgau existiert ein aktueller Nachweis aus dem NSG Ersinger Springenhalde (MTB 7017). Im Neckarbecken halten sich aktuell noch wenige Populationen bei Mönshheim (MTB 7119), die in Kontakt mit den direkt benachbarten Metapopulationen im Heckengäu (Obere Gäue Nord) stehen. Auch aus dieser Region konnten zahlreiche weitere ehemalige Vorkommen aktuell nicht mehr bestätigt werden, sodass der größte Teil dieses Naturraumes ebenfalls schon von *E. medusa* aufgegeben wurde.

4.1.2.5 Tauber- und Bauland

Östlich an den Kraichgau schließen sich Tauber- und Bauland an, die beide aktuell noch von *E. medusa* besiedelt werden (Tab. 4.3). Aus dem Bauland sind aus zahlreichen Messtischblättern Nachweise bekannt geworden, nur aus zwei direkt an das Tauberland angrenzenden Gebieten (MTB 6322 und 6422) ist die Art aktuell noch belegt (Wacholderheide bei Wurmberg und NSG nördlich Bretzingen). Von den anderen Fundorten muss angenommen werden, dass sie mittlerweile verwaist sind. Zumindest im NSG Dallauer Tal (MTB 6621), wo *E. medusa* bis zur Jahrtausendwende noch zahlreich nachgewiesen werden konnte (MALLE, schriftl.) und im Laubertal bei Schweinberg (MTB 6323) konnten keine Neunachweise mehr erbracht werden. Im Tauberland selbst ist *E. medusa* auch heute noch anzutreffen, die Vorkommen sind jedoch eher vereinzelt und generell individuenarm. Einige ehemalige Fundorte wurden mittlerweile definitiv aufgegeben, dies betrifft vor allem die offenen und kurzrasigen Halbtrockenrasen ohne größere Brachebereiche. Außerdem sind aktuelle Nachweise fast ausschließlich aus dem zentralen Bereich des Tauberlandes in der Region um Tauberbischofsheim und Königheim (MTB 6323 und 6424) bekannt, die randlichen Vorkommen sind wohl alle erloschen. Im zentralen Bereich kommt *E. medusa* aktuell noch auf etwa 20 Flächen vor (Nachweise ab 2009). Die Zahl der nachgewiesenen Individuen beträgt hierbei meist zwischen einem und fünf Faltern, obwohl geeignete Habitate großflächig und in guter Verknüpfung vorhanden sind.

4.1.2.6 Kocher-Jagst-Region

In diesem Naturraum besiedelte *E. medusa* die Frankenhöhe, die Hohenloher-Haller Ebene und die Kocher-Jagst-Ebenen (Tab. 4.3). Aus der Frankenhöhe existiert ein recht aktueller Nachweis aus dem Jahre 2007 aus einem Naturschutzgebiet östlich Westgartshausen (MTB 6826), dieses Vorkommen konnte jedoch 2011 nicht mehr bestätigt werden. In der Hohenloher-Haller Ebene kommt *E. medusa* auch heute in der Umgebung von Crailsheim (MTB 6825 und 6826) vor. Weitere aktuelle Nachweise sind nicht bekannt, in dieser schlecht kartierten Region jedoch möglich. Auch in den angrenzenden Kocher-Jagst-Ebenen ist *E. medusa* noch aktuell an einigen Südhängen des Jagsttales (MTB 6622, 6624, 6625, 6725) nachgewiesen. Hier sind die Populationen in gleicher Weise wie im Tauberland individuenarm, obwohl geeignete Habitate zu Verfügung stehen. Dem stehen außerdem auch zahlreiche Habitate gegenüber, die während der letzten drei Jahre kontrolliert wurden und aktuell keine Populationen von *E. medusa* mehr aufweisen können. Ab dem Jahre 2009 sind nur noch vier Vorkommen nachgewiesen.

4.1.2.7 Keuperwaldberge

In den Keuperwaldbergen besiedelte *E. medusa* ehemals das Mittelfränkische Becken, den Schurwald und Welzheimer Wald sowie die Schwäbisch-Fränkischen Waldberge (Tab. 4.3). Aus dem Mittelfränkischen Becken wurde nur ein Nachweis aus einer Streuwiese bei Wörth (MTB 6927) aus dem Jahre 1991 bekannt. Dieser konnte jedoch bei späteren Begehungen durch M. MEIER nicht mehr bestätigt werden. Aus dem Schurwald und Welzheimer Wald liegen nur sehr wenige Nachweise vor, einer von diesen ist zumindest bis nach der Jahrtausendwende bestätigt (MTB 7024). In den Schwäbisch-Fränkischen Waldbergen war die Art ehemals recht weit verbreitet, heutzutage ist sie zumindest noch in einem ehemals militärisch genutzten Waldgebiet bei Schwäbisch Hall anzutreffen (MTB 6924). Das ehemalige Militärgebiet „Altspöck“ zeichnet sich durch magere Offenflächen innerhalb des Waldes aus. Es stellt somit eine Ausnahmesituation in dieser Region dar, womit auch die aktuellen Vorkommen sowohl von *E. medusa* als auch von *E. aethiops* zu erklären sind. Auf einem angrenzenden, nur wenige hundert Meter Luftlinie entfernten Halbtrockenrasen, auf dem *E. medusa* früher ebenfalls regelmäßig flog, konnte die Art 2011 nicht mehr nachgewiesen werden. Ein weiterer aktueller Nachweisort befindet sich in der Grenzregion zu den Hohenloher-Haller-Ebenen, wo bei Rosenberg-Hinterbrand (MTB 7026) ein einzelner Falter auf einer Waldwiese beobachtet werden konnte (PROSI, schriftl.). Unter einer Hochspannungstrasse bei Reichenbach/Murrhardt (MTB 7022) flog *E. medusa* nach DIEFENBACH (1990) alljährlich in individuenstarken Abundanzen. 2011 konnte die Art dort nicht mehr festgestellt werden.

4.1.2.8 Albvorland

In dieser Region war *E. medusa* ehemals in den Naturräumen Östliches Albvorland, Filder, Mittleres Albvorland, Schönbuch und Glemswald, Stuttgarter Bucht und Südwestliches Albvorland verbreitet (Tab. 4.3). Auch heutzutage ist die Art noch im Östlichen Albvorland, im Mittleren Albvorland, im Schönbuch und Glemswald sowie im Südwestlichen Albvorland anzutreffen. Aus der Stuttgarter Bucht wurde nur ein Nachweis bei Esslingen (MTB 7221) aus den 1930er-Jahren bekannt. Auch von der Filder existiert nur ein Nachweis aus der Nähe von Filderstadt-Plattenhardt (MTB 7321), der jedoch direkt an die (ehemaligen) Vorkommen im Schönbuch und Glemswald angrenzt. Die eigentliche Filder wurde schon historisch kaum von *E. medusa* besiedelt. Aus dem Mittleren Albvorland wurden nur vier Nachweise bekannt, drei von diesen stammen allerdings aus neuerer Zeit (2008-2010). Im NSG Unter Lauhern bei Gönningen (MTB 7520) konnte die dort von EBERT (1985) häufig nachgewiesene Art trotz mehrmaliger Begehungen nicht mehr festgestellt werden. Die Vorkommen beschränken sich somit auf die Grenzregion (MTB 7619) zum Südwestlichen Albvorland, wo *E. medusa* noch besser vertreten ist. Im Schönbuch und Glemswald war die Art früher weit verbreitet, ja sogar häufig. Zahlreiche Fundorte von Halbtrockenrasen und Waldwiesen sind bekannt geworden. So beschreiben SCHÄFER (1980) und HEIN (1985) *E. medusa* als auf Waldwiesen und an Waldrändern verbreitet. HALM (1985) stuft sie für das NSG Schaichtal bei Dettenhausen als häufig ein. Auch unter den Stromleitungstrassen bei Sondelfingen (MTB 7421) und bei Ehningen (MTB 7319) war *E. medusa* nach DIEFENBACH (1990) alljährlich individuenreich vertreten. Aktuell sind von den 40 bekannt gewordenen nur noch vier Fundorte besiedelt. Drei von diesen befinden sich in nächster Umgebung zueinander am Schönbuch-Südwesthang bei Ammerbuch-Entringen und Breitenholz (MTB 7419), wo *E. medusa* Halbtrockenrasen-Brachen besiedelt. Während der 1990er-Jahre war die Art hier ebenfalls noch weiter verbreitet (MAURER 1994). Eine weitere mittlerweile komplett isolierte Population existiert auf einem verbrachten Streuobsthang bei Holzgerlingen (MTB 7320) im nördlichen Teil des Schönbuchs. Hier reproduziert *E. medusa* auf niedrigem Niveau. Zahlreiche ehemalige Habitate in der näheren Umgebung mit teilweise optimalen Habitateigenschaften sind aktuell nicht mehr besiedelt. Von den mageren Waldwiesen der Schönbuch-Täler (Mahdenbachtal, Schaichtal, Goldersbachtal, Kirnbachtal; MTB 7220, 7320, 7420) (vgl. BAMANN 2009) ist die Art ebenso schon seit längerer Zeit verschwunden wie auch vom Böblinger Standortübungsplatz (MTB 7320). Aus dem eher unterkartierten Östlichen Albvorland wurden Nachweise von nur vier Fundorten bekannt. Einer davon aus dem NSG Muckental bei Ellwangen (MTB 7027) ist aktuell, beobachtet wurde jedoch nur ein Einzelfalter (PROSI, schriftl.). Die (ehemaligen) Vorkommen am Stuifen bei Wißgoldingen (MTB 7224) konnten 2011 nicht mehr bestätigt werden. Da die Region bisher nur wenig erforscht ist, wären hier weitere aktuelle Nachweise denkbar. Im Südwestlichen Albvorland ist *E. medusa* nach wie vor recht gut vertreten. Ein Großteil der Nachweise stammt sogar aus neuerer Zeit. Damit ist das Südwestliche Albvorland der aktuell noch am besten besiedelte Naturraum im Albvorland.

4.1.2.9 Obere Gäue

In dieser Region ist *E. medusa* in den Naturräumen Obere Gäue (Nord- und Südteil), Baar und Alb-Wutach-Gebiet verbreitet (Tab. 4.3). Nord- und Südteil der Oberen Gäue sollen an dieser Stelle getrennt bearbeitet werden (obwohl beide zum selben Naturraum 4. Ordnung zu rechnen sind), um dem recht gut abgrenzbaren Gebiet des Heckengäus im Norden einen höheren Stellenwert zuzuweisen. Im Nordteil der Oberen Gäue (Heckengäu) befindet sich ein Verbreitungsschwerpunkt von *E. medusa*. Im recht dicht verknüpften Netz extensiv genutzter Halbtrockenrasen konnte die Art individuenreiche Metapopulationen aufbauen. Auch heute existieren in dieser Region noch etwa 30 Vorkommen der Art, jedoch sind sowohl die Anzahl der Populationen als auch die Individuenzahlen beständig rückläufig. Im Südteil der Oberen Gäue ist *E. medusa* von zahlreichen Fundstellen aktuell nachgewiesen, jedoch sind auch in diesem Naturraum bereits die ersten Rückgangstendenzen zu beobachten. Im Alb-Wutach-Gebiet und auf der Baar ist die Art momentan noch weit verbreitet und tritt in den meisten Halbtrockenrasen auf.

4.1.2.10 Nordschwarzwald

Im eigentlichen Nordschwarzwald existiert eine echte Verbreitungslücke. Nachweise aus dem zentralen Teil des Nordschwarzwaldes beruhen auf Verwechslungen mit *E. meolans*. In dieser Weise sind auch die in EBERT & RENNWALD (1991b) eingetragenen Fundpunkte zu werten (MEIER, schriftl.). In den an die Oberen Gäue angrenzenden Schwarzwald-Randplatten setzen sich allerdings die Vorkommen von *E. medusa* entlang der Gäubahn-Trasse fort (MTB 7516, SALCHER, schriftl.) (Tab. 4.3). Weiter nördlich, im Pforzheimer Raum (MTB 7117 und 7118), angrenzend an die Kraichgau-Populationen, existierten bis in die 1970er-Jahren ebenfalls vereinzelte Populationen der Art. Diese sind in heutiger Zeit jedoch höchstwahrscheinlich erloschen.

4.1.2.11 Südschwarzwald

Im Südschwarzwald ist bzw. war *E. medusa* in den Naturräumen Hochschwarzwald, Mittlerer Schwarzwald und Südöstlicher Schwarzwald verbreitet (Tab. 4.3). Der letzte Nachweis aus dem Mittleren Schwarzwald liegt jedoch schon lange zurück und stammt aus den 1960er-Jahren. Es muss heute davon ausgegangen werden, dass die Art in diesem Naturraum nicht mehr vorkommt. Im Südöstlichen Schwarzwald ist *E. medusa* auch aktuell noch nachgewiesen. Aus diesem Naturraum existieren nur recht wenige Fundmeldungen. Diese geringe Anzahl ist allerdings auf den schlechten Kartierungsstand in dieser Region zurückzuführen. Dagegen ist die Art im besser kartierten Hochschwarzwald von zahlreichen Fundstellen nachgewiesen. Viele Nachweise liegen jedoch schon mehr als ein Jahrzehnt zurück. Die geringe Anzahl aktueller Meldungen ist auch in diesem Naturraum höchstwahrscheinlich auf einen Rückgang der Kartiertätigkeit zurückzuführen.

4.1.2.12 Ostalb

Auf der Ostalb ist *E. medusa* im Naturraum Albuch und Härtsfeld sowie auf der Lonetal-Flächenalb weit verbreitet. Allein in den Traufzonen zum Albvorland hin lassen sich erste Rückgangstendenzen feststellen. So konnte beispielsweise 2011 im NSG Kaltes Feld bei Degenfeld (MTB 7225) nur noch ein Einzelexemplar von *E. medusa* nachgewiesen werden, während die Art in den 1990er-Jahren noch in allen Teilbereichen weit verbreitet war (DÖLER 1996). Auf der Alb-Hochfläche dagegen ist sie noch in jeder Wacholderheide anzutreffen (WAGNER, schriftl.). Zahlreiche aktuelle Funddaten belegen die gute Verbreitungssituation in dieser Region. Im Naturraum Albuch und Härtsfeld ist *E. medusa* allerdings deutlich weiter verbreitet und häufiger als auf der Lonetal-Flächenalb, aber auch in diesem Naturraum lassen sich bereits erste Rückgangstendenzen beobachten.

4.1.2.13 Mittlere Alb

Auf der Mittleren Albhochfläche ist *E. medusa* in den Naturräumen Mittlere Flächenalb und Mittlere Kuppenalb weit verbreitet und bereichsweise sehr häufig (Tab. 4.3). Aus beiden Regionen liegen zahlreiche aktuelle Funddaten vor, die die momentan geschlossene Verbreitung der Art in diesen Naturräumen belegen. Am Nordrand der Mittleren Kuppenalb sowie am Südrand der Mittleren Flächenalb dünnen die Vorkommen in den Traufzonen jedoch bereits merklich aus.

4.1.2.14 Westalb

Auch auf der Westlichen Albhochfläche ist *E. medusa* in den Naturräumen Baaralb und Oberes Donautal und Hohe Schwabenalb weit verbreitet (Tab. 4.3). In den Naturräumen Randen und Hegaualb, die klimatisch deutlich milder sind, werden die Nachweise spärlicher. Die Art kommt jedoch zumindest auf der Hegaualb aktuell noch vor. So ist *E. medusa* bei Mauenheim und Engen (MTB 8018, 8118, 8218) noch anzutreffen und auf dem Randen bei Tengen (MTB 8117) in den 1990er-Jahren nachgewiesen. Die geringe Nachweiszahl von der Hohen Schwabenalb ist als Resultat verminderter Kartiertätigkeit in dieser dünn besiedelten Region zu werten.

4.1.2.15 Nördliches Oberschwaben

In dieser Region kam *E. medusa* ehemals auf den Donau-Ablach-Platten, im Donauried, im Hügelland der Unteren Riß, im Oberschwäbischen Hügelland, auf den Riß-Aitrach-Platten, im Naturraum Holzstöcke

und im Unteren Illertal vor (Tab. 4.3). In einigen dieser Naturräume existieren auch aktuell noch vereinzelte Populationen der Art.

Vom Hügelland der Unteren Riß datiert der letzte Nachweis von der Jahrtausendwende und ist wahrscheinlich nicht mehr aktuell (HEINZE, schriftl.). So konnte *E. medusa* im NSG Osterried bei Laupheim (MTB 7825) 2010 nicht mehr nachgewiesen werden.

Im benachbarten Naturraum Holzstöcke ist die Art ebenfalls bis zum Jahre 2000 im Rottal bei Schwendi (MTB 7825) nachgewiesen. Ob diese Vorkommen noch existieren, ist ungeklärt.

Weit verbreitet war die Art ehemals im Oberschwäbischen Hügelland. Zahlreiche Nachweise belegen die weite Verbreitung bis Mitte der 1990er-Jahre. So trat die Art nach MEINEKE (1982) in allen oberschwäbischen Untersuchungsgebieten an den Flugplätzen teilweise sogar massenhaft auf. Umfangreiche Stichproben in diesem Naturraum an ehemaligen Fundorten ergaben jedoch keinerlei Hinweise auf eine aktuelle Besiedlung, sodass *E. medusa* hier als ausgestorben angesehen werden muss. Dies ist umso erstaunlicher, da im Oberschwäbischen Hügelland auch in heutiger Zeit zahlreiche geeignet erscheinende Habitate existieren. Beispielsweise kam *E. medusa* in den Naturschutzgebieten Pfrunger Ried (Schnödenwiesen) und Ruschweiler bei Ilmensee sowie an einem Bahndamm bei Altshausen-Kreenried vor (MTB 8022 und 8122). Im NSG Ruschweiler bei Ilmensee wurde sie von GUHL (1984) als sehr häufig mit Vorkommensschwerpunkt auf einer Feuchtwiese angegeben.

Aktuelle Nachweise existieren dagegen von den Donau-Ablach-Platten. Hier gelingt es der Art, vom Südrand der Schwäbischen Alb ausgehend, magere Waldwiesen im Sigmaringer Forst, Bahndämme und Industriebrachen im Raum Pfullendorf sowie oberflächlich trockene Niedermoore (NSG Dollhofer Ried) und Renaturierungsflächen entlang der Donau bei Mengen zu besiedeln (MTB 7921, 7922, 8021). Auch diese Populationen sind heutzutage isoliert und individuenarm und als Relikte einer ehemals weiteren Verbreitung in diesem Naturraum anzusehen. Das östlich an die Donau-Ablach-Platten angrenzende Donauried weist aktuell eine Population von *E. medusa* im NSG Langenauer Ried auf (MTB 7527). Dieses Vorkommen setzt sich auf bayerischer Seite im NSG Leipheimer Moos fort.

Ähnliches gilt für die Vorkommen im Unteren Illertal, die möglicherweise ebenfalls noch aktuell sind und Kontakt zu den bayerischen Populationen haben. Der Letztnachweis aus dieser Region stammt aus dem Jahre 2007 (MTB 7726).

Auch auf den Riß-Aitrach-Platten kommt *E. medusa* noch aktuell vor. Jedoch befinden sich die Populationen fast ausschließlich am äußersten Südrand dieses Naturraumes bei Leutkirch (MTB 8126) und haben Kontakt zu denjenigen im Westallgäuer Hügelland. Außerdem darf nicht unerwähnt bleiben, dass auch in dieser Region die Mehrzahl ehemaliger Fundorte mittlerweile verwaist ist. Im Nordteil des Naturraumes in der Region Biberach a. d. Riß (MTB 7824, 7825, 7924, 7925) ist die Art mit Sicherheit ausgestorben, die letzten Nachweise stammen aus dem Jahre 1992 (NSG Ummendorfer Ried). Ein letztes, wohl isoliertes Vorkommen existiert dagegen im NSG Wurzacher Ried (MTB 8025), der Letztnachweis stammt aus dem Jahre 2005.

4.1.2.16 Allgäu und Adelegg

In dieser Region ist *E. medusa* zahlreich im Westallgäuer Hügelland nachgewiesen (Tab. 4.3). Die Mehrheit aktueller Nachweise aus Oberschwaben stammt aus diesem Naturraum. Sie konzentrieren sich auf die weitere Umgebung der Stadt Kisslegg (MTB 8125 und 8225). Die Art ist hier an Bahndämmen und Verkehrsnebenflächen verbreitet, aktuelle Nachweise aus Feuchtgebieten existieren dagegen auch aus diesem Naturraum nicht mehr. Der letzte Nachweis aus einem Feuchtgebiet (NSG Sigrathofer Ried) stammt aus dem Jahre 1989. Aus dem Raum Isny (MTB 8226) liegen die letzten Nachweise schon länger zurück (Letztnachweis 1973). Wahrscheinlich ist *E. medusa* hier auch schon erloschen. Die Adelegg selbst (MTB 8226) wurde dagegen von der Art wahrscheinlich aufgrund des Fehlens geeigneter Habitatstrukturen nicht besiedelt.

4.1.2.17 Bodenseeregion

Am Bodensee kam *E. medusa* in den Naturräumen Bodenseebecken und Hegau vor (Tab. 4.3). Aus dem Bodenseebecken wurden nur drei Nachweise bekannt, der letzte stammt aus dem Jahre 1981. Damit ist die Art in diesem Naturraum mit ziemlicher Sicherheit erloschen. Deutlich weiter verbreitet war *E.*

medusa dagegen im Hegau. Sowohl die nördlichen Grenzbereiche zur Hegualb hin als auch die bodenseenahen Regionen wurden besiedelt. Aktuell tritt die Art noch im nördlichen Hegau in der Umgebung Welschingen (MTB 8118) sowie im deutsch-schweizerischen Grenzgebiet bei Jestetten (MTB 8317) auf (HAFNER, schriftl.). Die letzten Nachweise vom Bodensee stammen aus dem NSG Oberöschle bei Liggeringen (MTB 8220) aus dem Jahre 2002. Als eine der wichtigen Modellregionen - warm und atlantisch geprägt bei gleichzeitig gutem Angebot an Halbtrockenrasen - wurden 2011 zahlreiche ehemals besiedelte Habitate in der Bodenseeregion auf Vorkommen von *E. medusa* kartiert. Dabei konnte die Art ausschließlich bei Welschingen im nördlichen Hegau noch nachgewiesen werden. Dagegen waren die ehemaligen Fundorte im südlichen Hegau und im Bodenseebecken allesamt verwaist. Die Art muss deshalb aktuell am Bodensee als ausgestorben gelten.

4.1.3 Rekapitulation der Arealregression von *E. medusa* in Baden-Württemberg (Hypothese 1)

Die in der Folge abgebildeten Verbreitungskarten wurden auf Grundlage von insgesamt 1560 Fundmeldungen für *E. medusa* erstellt. Fast alle Nachweise liegen quadrantengenau vor und reichen vom Beginn des 19. Jahrhunderts bis in das Jahr 2012. Die Meldungen entstammen mehrheitlich der Landesdatenbank des Naturkundemuseums Karlsruhe, zudem sind zahlreiche Literaturmeldungen sowie Nachweise von Privatpersonen und eigene Funde eingearbeitet.

4.1.3.1 Phänologie/Flugzeit

Wie aus Abb. 4.2 ersichtlich ist, flog *E. medusa* in der Zeit bis 1990 frühestens ab Anfang Mai (frühestes Datum 01.05.1920). Während Nachweise aus der ersten Maihälfte noch recht spärlich waren, erreichte die Art in der zweiten Maihälfte und in der ersten Junihälfte ihr Flugmaximum. In der zweiten Junihälfte war *E. medusa* vor allem in höheren Lagen noch regelmäßig anzutreffen, Nachweise vom Juli waren schon immer selten (spätester Nachweis 06.07.1980).

Ab 1990 (Abb. 4.3) existieren mehrere Nachweise der Art auch schon von der zweiten Aprilhälfte (frühestes Datum 21.04.2011). Bereits in der ersten Maihälfte ist *E. medusa* schon regelmäßig nachweisbar und erreicht in der zweiten Maihälfte ihr Flugmaximum. In höheren Lagen ist sie auch in der ersten Junihälfte noch häufig, während Nachweise aus der zweiten Junihälfte spärlich werden. Nachweise vom Juli sind sehr selten (spätester Nachweis 06.07.1998).

Die Flugzeit von *E. medusa* hat sich damit um etwa 2 Wochen signifikant ($p < 0,001$) nach vorne verlagert, sie tritt mittlerweile regelmäßig in der zweiten Aprilhälfte auf und erreicht ihr Flugzeitmaximum bereits im Mai.

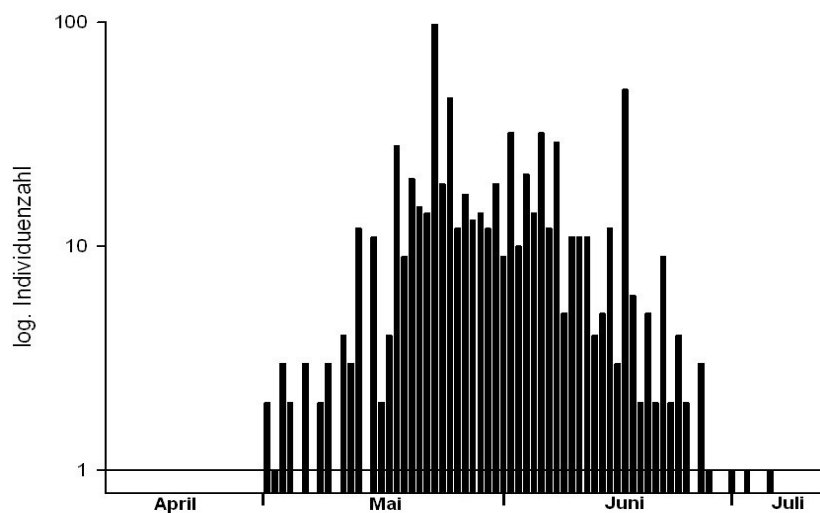


Abb. 4.2: Flugzeit von *E. medusa* bis zum Jahre 1990 in Baden-Württemberg. Die Flugzeit erstreckt sich hauptsächlich auf die Monate Mai und Juni. n = 447. Quellen: Eigenes Datenarchiv mit Meldungen der Landesdatenbank Schmetterlinge (Karlsruhe) und von Privatpersonen.

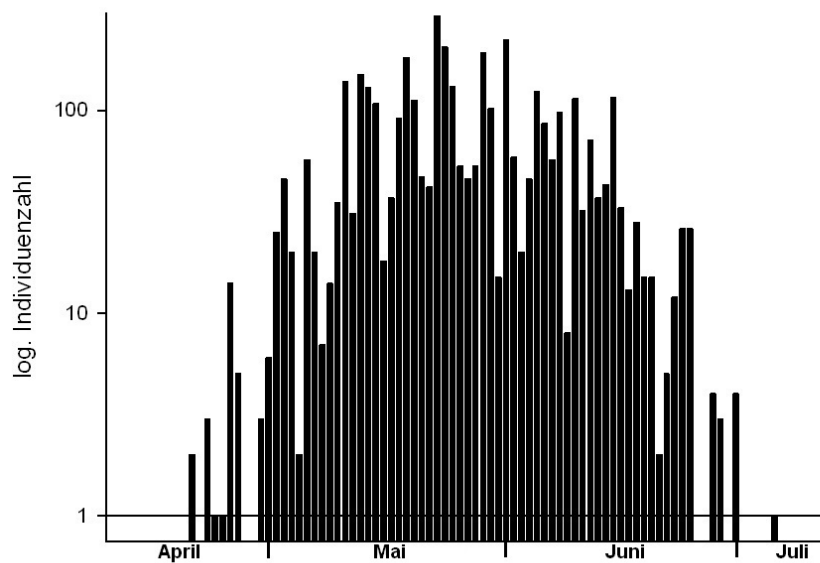


Abb. 4.3: Flugzeit von *E. medusa* bis zum Jahre 1990 in Baden-Württemberg. Die Flugzeit erstreckt sich hauptsächlich auf die Monate Mai und Juni. n = 3755. Quellen: Eigenes Datenarchiv mit Meldungen der Landesdatenbank Schmetterlinge (Karlsruhe) und von Privatpersonen.

4.1.3.2 Literaturoauswertung der historischen Verbreitung

E. medusa war ehemals weit in Baden-Württemberg verbreitet (Abb. 4.4). Größere Verbreitungslücken, die wahrscheinlich schon historisch Bestand hatten, existierten im Bereich der mittleren Oberrheinebene, im nördlichen und mittleren Schwarzwald sowie in einigen Regionen des Neckarbeckens, Kraichgaus und Baulandes.

Die Verbreitung der Art erstreckte sich ausgehend vom Tauberland im Nordosten über die Kocher-Jagst-Region bis zu den Keuperwaldbergen und von dort in das Albvorland und auf die Schwäbische Alb. Von hier aus reichten die Vorkommen über die Fränkische Alb bis weit nach Bayern hinein. Die Populationen im Albvorland hatten Kontakt mit denjenigen in den Oberen Gäuen und im Kraichgau. Ausgehend vom Südteil der Oberen Gäue und der Schwäbischen Alb strahlten die Vorkommen bis in den Südschwarzwald ein. Auch Oberschwaben war bis hin zum Bodenseebecken relativ dicht besiedelt. Die Vorkommen setzten sich im bayerischen Alpenvorland und in Österreich fort. In der Oberrheinebene existierten Vorkommen im Nordteil und vor allem in der südlichen Oberrheinebene mitsamt Kaiserstuhl, wo die Populationen Kontakt zu denjenigen im Elsass und in der Nordschweiz hatten.

Während die etwas dünnere Besiedelung Oberschwabens und des Südteils der Oberen Gäue wahrscheinlich auf Kartierungslücken zurückzuführen ist, war *E. medusa* im Neckarbecken, im Schurwald und Welzheimer Wald, im Bauland und im Nordteil des Kraichgaus wohl niemals flächendeckend verbreitet.

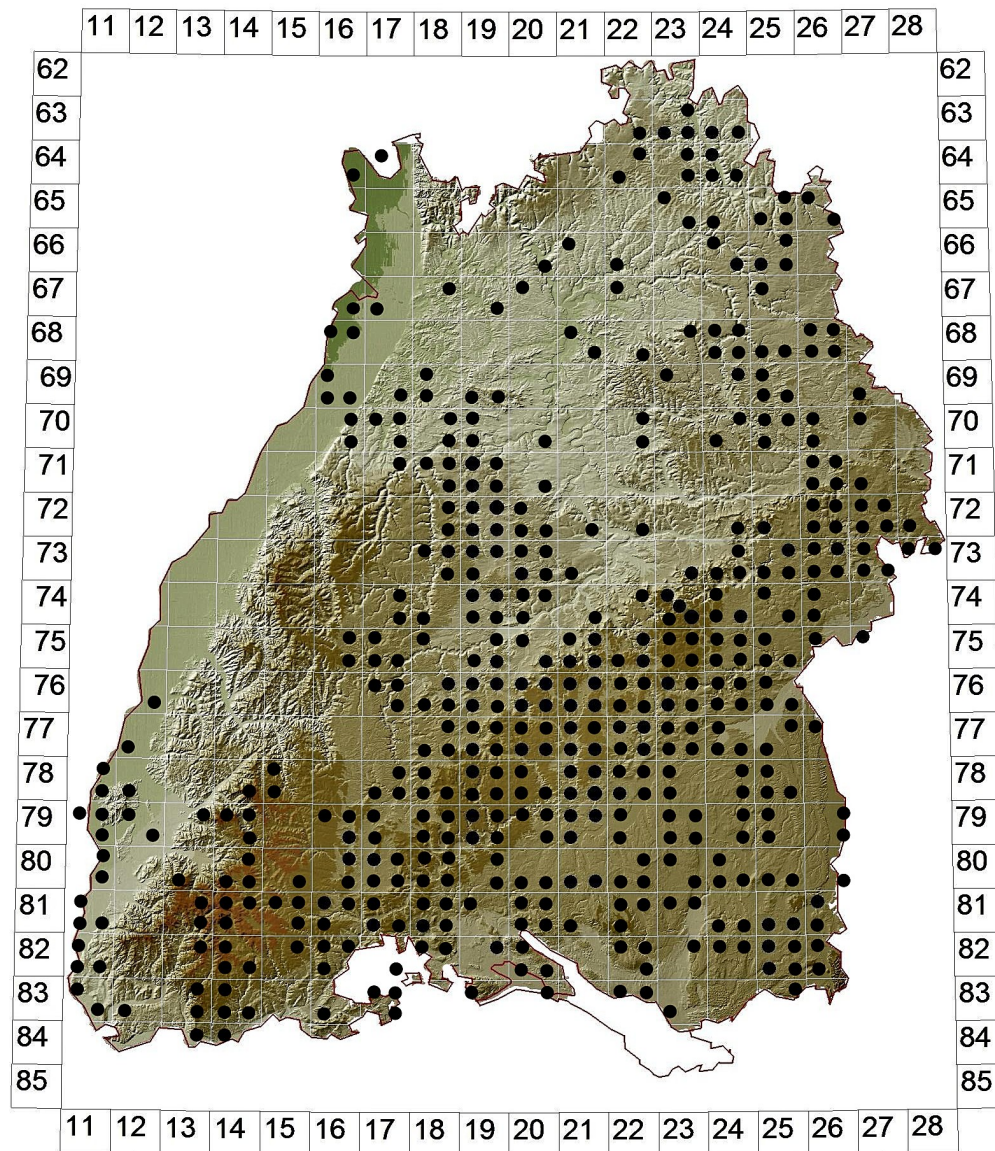


Abb. 4.4: Historische Verbreitung (Nachweise ab 1850) von *E. medusa* in Baden-Württemberg.
 Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.1.3.3 Literaturlauswertung der Verbreitung bis 1960

Bis zum Jahre 1960 war *E. medusa* in Baden-Württemberg noch in vielen Landesteilen anzutreffen, die Verbreitung unterschied sich nicht wesentlich von der historischen (Abb. 4.5). Vom nördlichen Oberrhein in der Umgebung von Mannheim und Karlsruhe sind keine Nachweise nach 1959 bekannt, die Art verschwand also sehr früh aus dieser Region. Genauso konnten die beiden isolierten Nachweise aus dem zentralen Bereich des Neckarbeckens nicht mehr bestätigt werden. Auch am südlichen Oberrhein und zur Vorbergzone des westlichen Schwarzwaldes hin existieren einige seither nicht mehr bestätigte Fundorte. Die Populationen in diesen Regionen waren demzufolge bereits Mitte des 20. Jahrhunderts deutlich geschwächt.

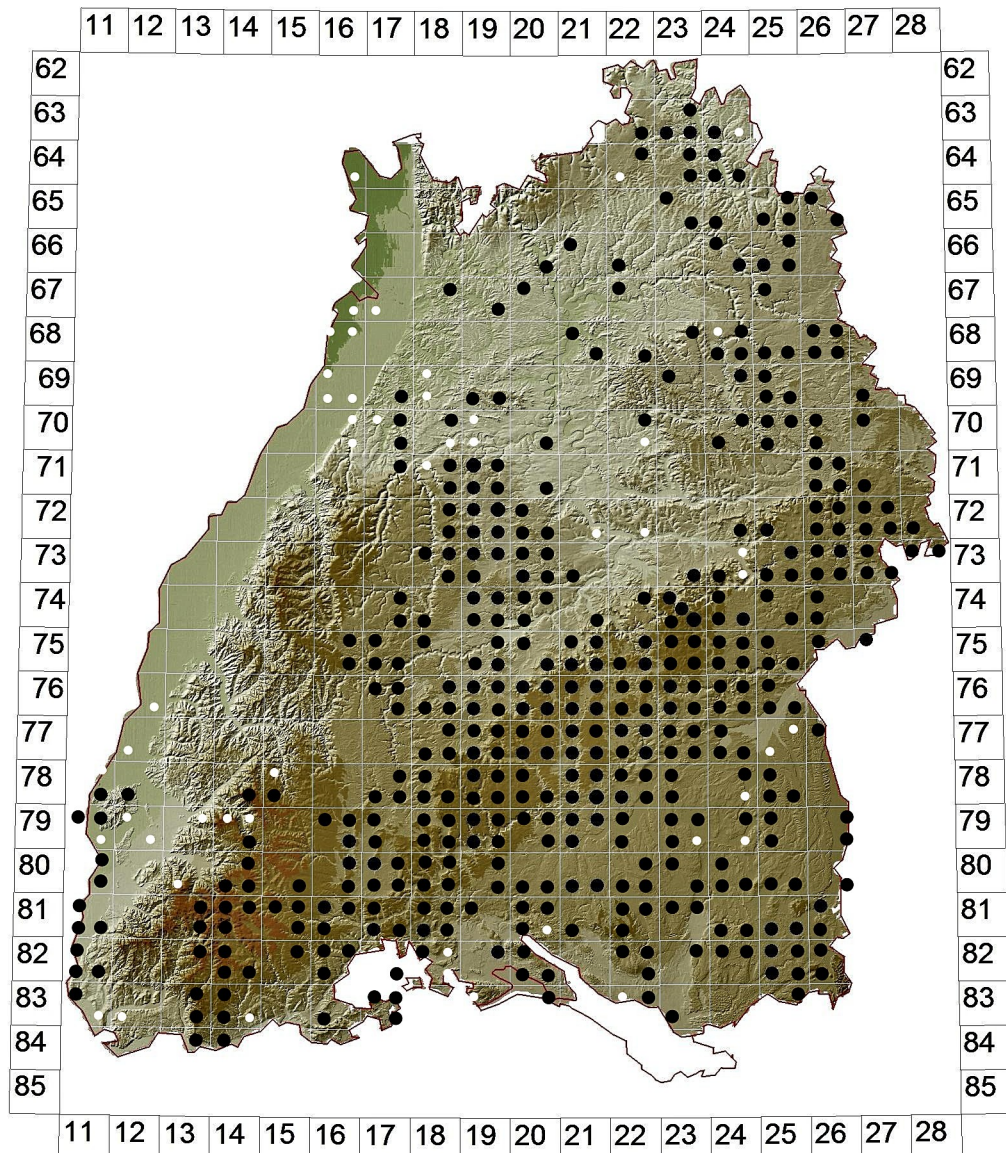


Abb. 4.5: Verbreitung von *E. medusa* um 1960. Schwarze Punkte: Nachweise ab 1960; weiße Punkte: MTB-Quadranten, die ab 1960 nicht mehr bestätigt werden konnten.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.1.3.4 Literaturlauswertung der Verbreitung bis 1980

Bis zum Jahre 1980 waren weitere Vorkommen von *E. medusa* in Baden-Württemberg erloschen (Abb. 4.6). Dies war einerseits am Kaiserstuhl der Fall, von wo keine Nachweise der Art nach 1979 bekannt sind. Außerdem taten sich auch in den Regionen Keuperwaldberge, Schurwald und Welzheimer Wald und vor allem im Kraichgau erste Lücken auf. Im Gegensatz dazu war *E. medusa* in anderen Naturräumen (etwa im Tauberland, im Albvorland oder in Oberschwaben) noch weit verbreitet.

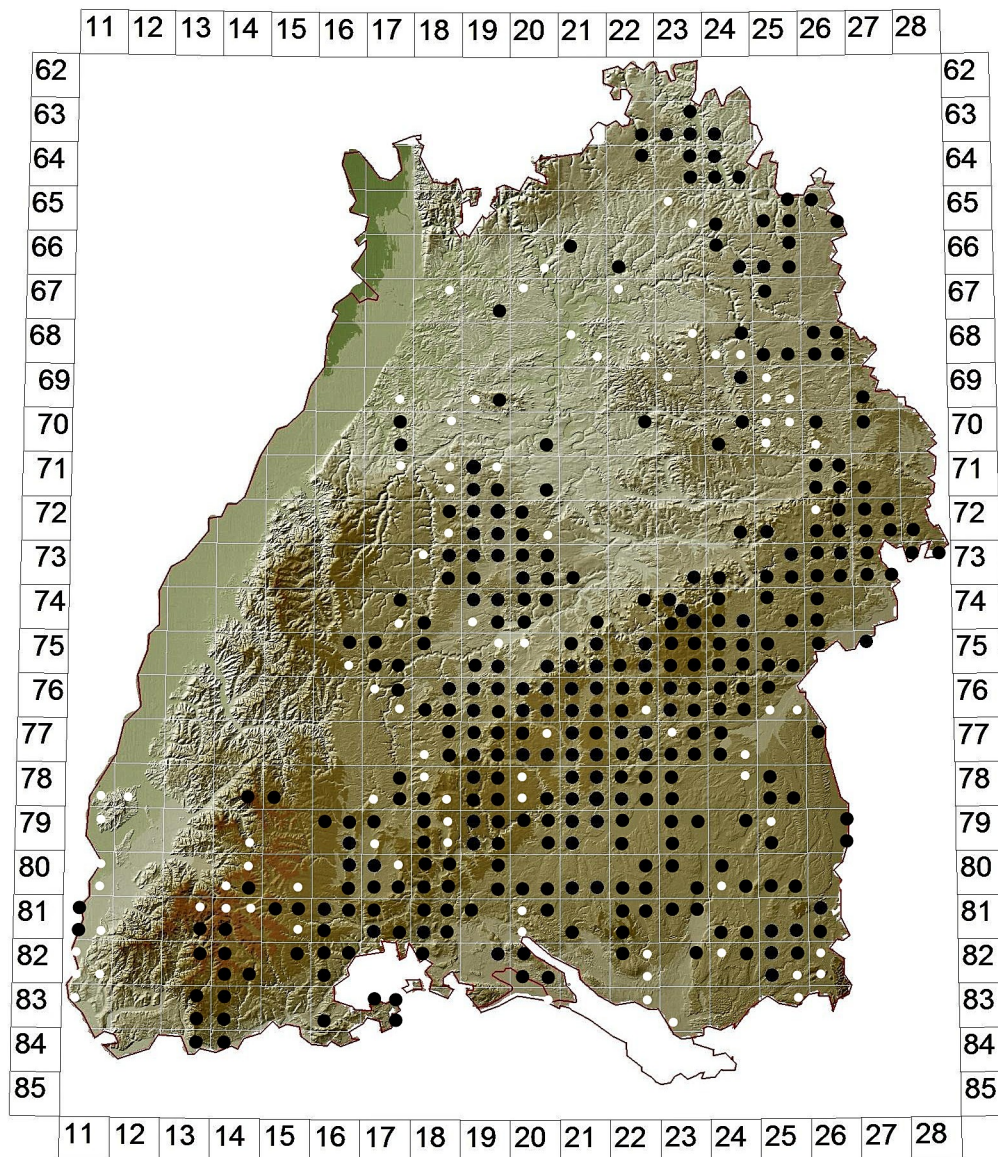


Abb. 4.6: Verbreitung von *E. medusa* um 1980. Schwarze Punkte: Nachweise ab 1980; weiße Punkte: MTB-Quadranten, die ab 1980 nicht mehr bestätigt werden konnten.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.1.3.5 Literaturoswertung der Verbreitung bis 2000

Bis zum Jahre 2000 waren die Populationen am südlichen Oberrhein gänzlich erloschen (Abb. 4.7). Auch im Kraichgau und in der Kocher-Jagst-Region wurden die Vorkommen immer spärlicher und vereinzelter. In Oberschwaben zeigten sich bereits deutliche Rückgangstendenzen, die in den 1990er-Jahren verstärkt einsetzten. Die einstigen Metapopulationen waren in Begriff, sich aufzulösen.

Deutlich besser stand es um *E. medusa* noch im Tauberland, in den Oberen Gäuen, regional im Albvorland sowie auf der Schwäbischen Alb bis hin zum Südschwarzwald.

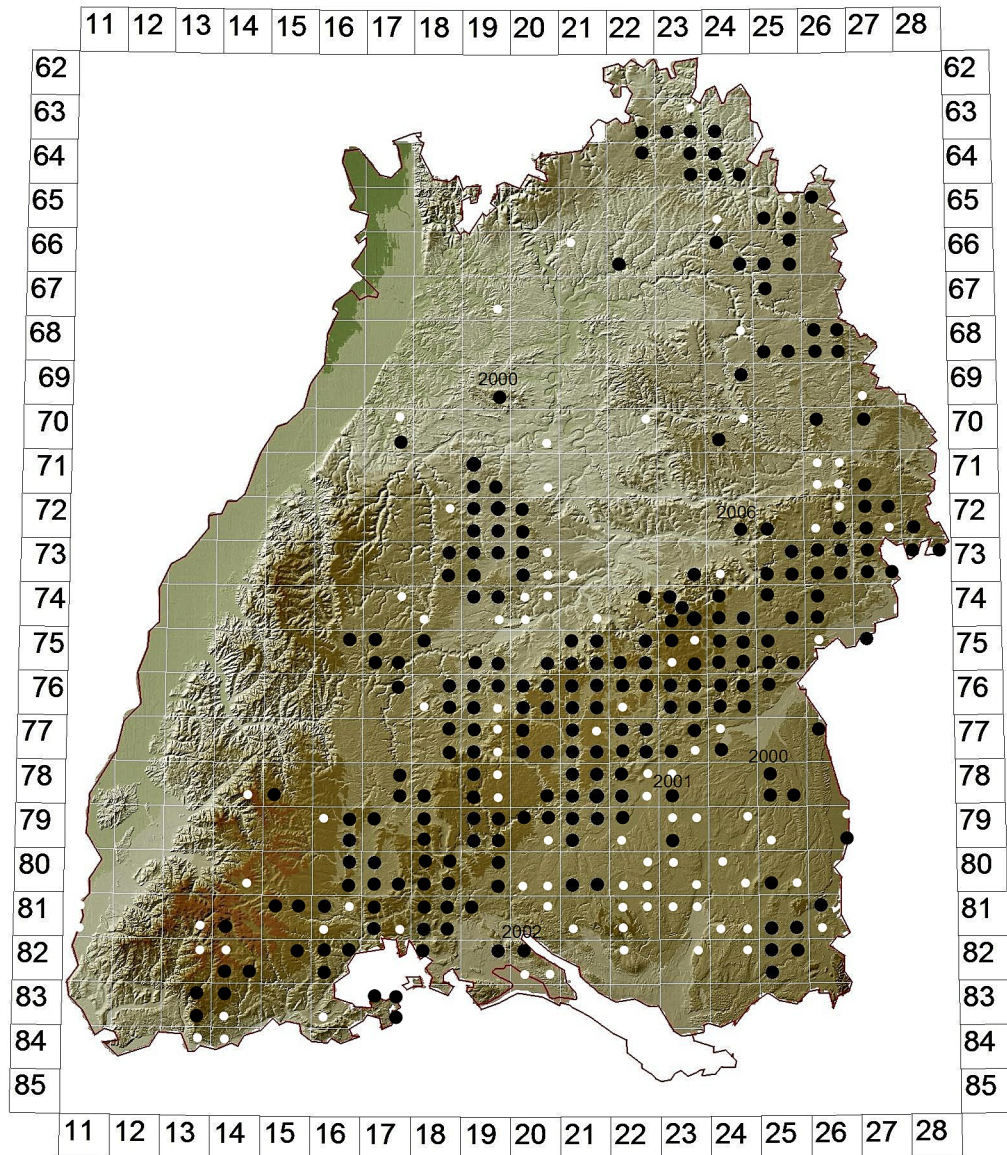


Abb. 4.7: Verbreitung von *E. medusa* um 2000. Schwarze Punkte: Nachweise ab 2000; weiße Punkte: MTB-Quadranten, die ab 2000 nicht mehr bestätigt werden konnten. Die Zahlen geben das Jahr des letzten Nachweises in während der Untersuchungen mehrfach vergeblich aufgesuchten MTB-Quadranten an.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.1.3.6 Literaturoauswertung der rezenten Verbreitung ab dem Jahre 2000

Die heutige Verbreitung von *E. medusa* in Baden-Württemberg konzentriert sich auf die Schwäbische Alb (Abb. 4.8). Diese wird in einem durchgehenden Band von der Ostalb bis hin zur West- und Hegualb besiedelt. Von der Schwäbische Alb aus erstrecken sich die Vorkommen über den Südteil der Oberen Gäue und über das Baar-Wutach-Gebiet bis in den Südschwarzwald. Weitere kleine Verbreitungszentren bilden die Metapopulationen der Oberen Gäue (v. a. Heckengäu) sowie die individuenschwachen Vorkommen im Tauberland und im Westallgäuer Hügelland. Darüber hinaus kommt *E. medusa* auch aktuell noch in meist isolierten Restpopulationen in der Kocher-Jagst-Region, in den Keuperwaldbergen, im Schurwald und Welzheimer Wald, im Albvorland, im Kraichgau und im nördlichen Oberschwaben vor. Seit etwa einem Jahrzehnt erloschen sind dagegen die ehemaligen Vorkommen am südlichen Oberrhein und am Bodensee.

Die dargestellten Karten können keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben. Wahrscheinlich existieren sowohl in Oberschwaben als auch in den Keuperwaldbergen, im Südschwarzwald und in der Kocher-Jagst-Region weitere Vorkommen, die im Rahmen der Kartierungen nicht nachgewiesen werden konnten. Lücken in der Verbreitung auf der Schwäbischen Alb sind ebenfalls mit Sicherheit auf Kartierungsdefizite zurückzuführen.

Trotzdem erlauben die Karten eine realistische Bestandseinschätzung von *E. medusa* in Baden-Württemberg. Die mittlerweile großen Verbreitungslücken etwa in Oberschwaben oder im Albvorland sind keinesfalls auf Kartierungsdefizite zurückzuführen, sondern weisen auf eine rezente Arealregression hin. Dies belegen auch die zahlreichen, erfolglos kontrollierten ehemaligen Fundorte.

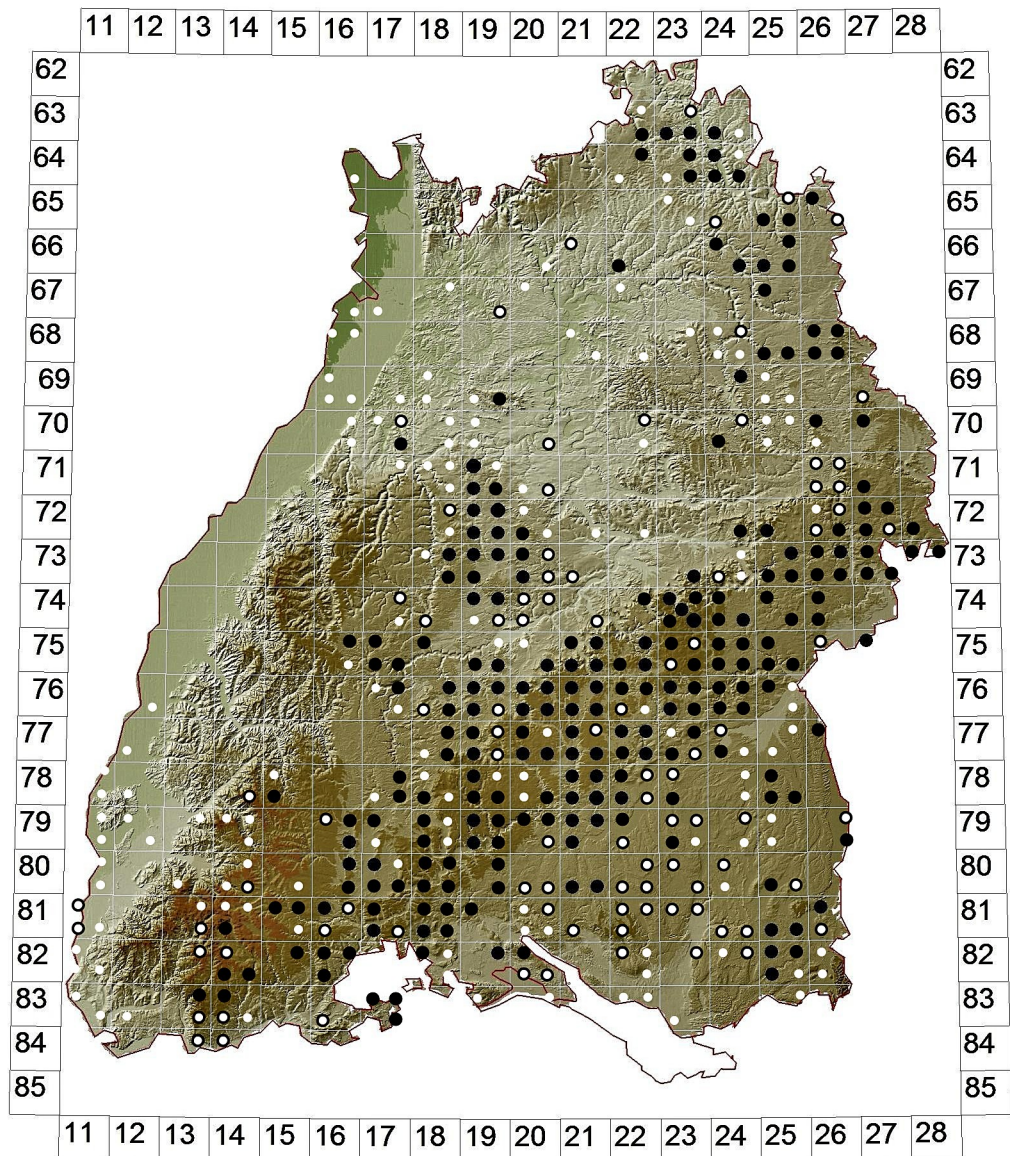


Abb. 4.8: Rezente Verbreitung von *E. medusa* in Baden-Württemberg. Schwarze Punkte: Nachweise nach 2000; schwarz gerandete Punkte: Nachweise nach 1980; weiße Punkte: Nachweise vor 1980.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.1.4 Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche von *E. medusa* in Baden-Württemberg (Hypothesen 2, 3, 5)

Für *E. medusa* wurden von mir in den Jahren 2009 bis 2012 insgesamt 424 Habitate in acht Großräumen Baden-Württembergs untersucht. Der Großteil der Aufnahmen (97 %) erfolgte dabei in den Bezugsräumen Kraichgau und Neckarbecken, Albvorland, Obere Gäue, Schwäbische Alb, Oberschwaben und Tauberland. Aus anderen Regionen wurden nur Stichproben (ehemals) bekannter Fundorte erhoben. Dies war der Fall in der Kocher-Jagst-Region, in den Keuperwaldbergen und im Schwarzwald. Von *E. medusa* besiedelte Habitate unterscheiden sich signifikant von unbesiedelten in zahlreichen Parametern (Tab. 4.4).

Geographie und Klima: Besiedelte *Patches* liegen in größeren Höhenlagen und sind großflächiger. Ihre Hangneigung ist signifikant geringer im Vergleich zu unbesiedelten Habitaten. Keine Unterschiede zeigen sich in der Konnektivität, in der Exposition und in der Dauer der potentiellen Besonnung.

Mikrohabitat: Die Mikrohabitate sind geprägt von einer eher niedrigwüchsigen Krautschicht. Die Deckungsgrade höherer Baumschichten sind im Vergleich zu unbesiedelten *Patches* geringer, diejenigen niedrigerer Baumschichten erhöht. Keinerlei signifikante Unterschiede zeigen sich bezüglich der Deckungsgrade der Strauchschichten sowie der Kraut- und Mooschicht. Höchst signifikant erhöht ist in besiedelten Habitaten dagegen der Deckungsgrad der Streuschicht und damit einhergehend signifikant erniedrigt die Anteile offener Bodenstellen, die primär durch Rohbodenstellen gebildet werden. Keine Rolle spielen andere Strukturelemente offener Bodenstellen wie Grus, Steine, Fels oder Ameisenhaufen. Die Deckungsgrade der Wirtspflanzen sind in besiedelten Habitaten ebenfalls signifikant erhöht.

Tab. 4.4: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches*. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

unbesiedelte Flächen: Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Mittelwert \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 146)	Unbesiedelt (n = 278)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	622 \pm 162	457 \pm 146	9115,0	***
Flächengröße [ha]	8,09 \pm 12,4	4,73 \pm 7,7	16076,0	***
Konnektivität [km]	1,46 \pm 0,6	1,67 \pm 0,8	17921,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	169,83 \pm 97,3	179,57 \pm 96,6	18945,5	n.s.
Inklination [°]	11,45 \pm 11,7	13,24 \pm 11,2	17477,0	*
Sonnenscheindauer [h]	10,1 \pm 1	10,2 \pm 1	19164,0	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	34,82 \pm 7,7	37,48 \pm 10,6	17023,5	**
Baumschicht 1 Deckung [%]	0,11 \pm 1,4	0,80 \pm 5,2	19415,0	*
Baumschicht 2 Deckung [%]	2,27 \pm 8,2	1,20 \pm 5,0	18495,0	**
Strauchschicht 1 Deckung [%]	1,91 \pm 5,2	2,36 \pm 6,1	20140,5	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	2,64 \pm 4,9	3,29 \pm 6,4	20020,5	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	6,20 \pm 8,4	6,28 \pm 9,5	19545,0	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	84,75 \pm 10,3	84,05 \pm 13,2	20002,5	n.s.
Mooschicht Deckung [%]	53,56 \pm 32,2	53,08 \pm 33,3	20159,5	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	63,48 \pm 29,3	39,94 \pm 34,4	12185,0	***
Offenboden Deckung [%]	3,46 \pm 5,5	6,07 \pm 8,1	15817,0	***

Parameter	Mittelwert \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 146)	Unbesiedelt (n = 278)		
Rohboden Deckung [%]	2,32 \pm 4,3	4,86 \pm 7,1	15174,5	***
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,57 \pm 1,6	0,71 \pm 2,7	20086,5	n.s.
Grus Deckung [%]	0,33 \pm 1,5	0,20 \pm 1,4	19767,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0,14 \pm 0,8	0,12 \pm 1,0	19970,5	n.s.
Fels Deckung [%]	0,14 \pm 0,8	0,14 \pm 0,8	20188,5	n.s.
<i>Festuca</i> spp. Deckung [%]	5,70 \pm 7,0	4,79 \pm 6,4	17630,5	*

Legende: SD = Standardabweichung (Abkürzung gilt auch für alle folgenden Tabellen). Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * P \leq 0,05, ** P \leq 0,01, *** P \leq 0,001, n.s. = nicht signifikant.

Besiedelte und unbesiedelte Habitate unterscheiden sich weiterhin hinsichtlich des Habitattyps und der Nutzung, nicht jedoch bezüglich ihrer Exposition (Tab. 4.5). Die Verteilung besiedelter *Patches* auf Grundlage aller untersuchter Habitate weist hinsichtlich der Exposition kaum Auffälligkeiten auf. Alleine Kuppen werden signifikant häufiger besiedelt als dies erwartet wurde. Signifikante Unterschiede bestehen dagegen bei der Wahl des Habitattyps. So werden Feuchtwiesen gemieden und Brachen von Halbtrockenrasen (wenn auch nicht signifikant) bevorzugt. Eindeutig gemieden werden außerdem ein- und zweischürige Wiesen; jeweils wäre ein signifikant höherer Besiedlungsgrad zu erwarten gewesen.

Tab. 4.5: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten zeigen sich im Habitattyp und der Nutzung.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							19,82	9	n.s.
N	5	3,42	-0,6	14	5,04	0,4			n.s.
NO	4	2,74	0,1	7	2,52	-0,1			n.s.
O	5	3,42	-0,2	11	3,96	0,2			n.s.
SO	11	7,53	0,8	14	5,04	-0,6			n.s.
S	21	14,38	-1,8	70	25,18	1,3			n.s.
SW	20	13,7	-1,0	42	15,11	0,7			n.s.
W	11	7,53	0,2	19	6,83	-0,2			n.s.
NW	5	3,42	-0,7	15	5,40	0,5			n.s.
eben	50	34,25	1,5	67	24,10	-1,1			n.s.
Kuppe	14	9,59	2,2	9	3,23	-1,6			sig.
Habitattyp							20,38	7	*
Volltrockenrasen	0	0	-1,2	4	1,44	0,9			n.s.
Halbtrockenrasen	71	48,63	0,8	116	41,73	-0,6			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	43	29,45	1,7	53	19,06	-1,3			n.s.
Magerwiesen	14	9,59	-1,1	40	14,39	0,8			n.s.
Mesophile Wiesen	0	0	-1,4	6	2,16	1,0			n.s.
Brachen ohne HTR-Elemente	14	9,59	-0,3	30	10,79	0,2			n.s.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Feuchtwiesen	2	1,37	-2,1	21	7,55	1,5			sig.
Brachen von Feuchtstandorten	2	1,37	-0,8	8	2,88	0,6			n.s.
Nutzung							31,44	5	***
Brache	82	56,16	1,9	112	40,29	-1,3			n.s.
Schafweide	36	20,45	1,8	41	14,75	-1,3			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0	-1,4	11	3,96	0,9			n.s.
Mahd 1	25	17,12	-2,2	87	31,29	1,6			sig.
Mahd 2	3	2,05	-2,3	27	9,71	1,7			sig.

Legende: SR = Standardisierte Residuen. Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). HTR = Halbtrockenrasen. n = 424.

Insgesamt konnten 146 Vorkommen von *E. medusa* in Baden-Württemberg nachgewiesen werden. Dies entspricht einem Besiedlungsgrad von etwa 34 % der untersuchten Habitate (vgl. auch Tab. 4.6). Aus den erhobenen Daten geht eindeutig hervor, dass *E. medusa* analog zur auf Literaturwerten basierenden Verbreitungsanalyse (vgl. 4.1.1 bis 4.1.3) auf der Schwäbischen Alb weit verbreitet ist und in geeigneten Habitaten häufig nachgewiesen werden kann. 52 % aller Nachweise von *E. medusa* konnten auf der Schwäbischen Alb erbracht werden. Ebenfalls noch regelmäßig kann die Art im Tauberland und in den Oberen Gäuen gefunden werden. Etwas seltener ist *E. medusa* in Oberschwaben, ein knappes Viertel aller untersuchten Habitate war besiedelt. Sehr selten ist die Art dagegen in den Großräumen des Albvorlands und des Kraichgaus und Neckarbeckens anzutreffen. Die Daten stimmen weitgehend mit der Analyse aller gesammelten Nachweise überein.

Tab. 4.6: Untersuchte und besiedelte Habitate von *E. medusa* in den Großräumen Baden-Württembergs. Für die nur stichprobenhaft untersuchten Naturräume wurde kein Besiedlungsgrad (k. A.) errechnet, da dieser aufgrund des geringen Stichprobenumfangs und der Auswahl der untersuchten Habitate (ehemalige Fundorte) nicht repräsentativ wäre.

Großraum	Nachgewiesene Vorkommen	Untersuchte Habitate	Besiedlungsgrad [%]
Albvorland	6	83	7,23
Keuperwaldberge	2	5	k. A.
Kocher-Jagst-Region	3	5	k. A.
Kraichgau und NB*	5	66	7,58
Obere Gäue	28	72	38,89
Oberschwaben	16	68	23,53
Schwäbische Alb	76	105	72,38
Tauberland	9	19	47,37

Legende: *NB = Neckarbecken (Abkürzung gilt auch für alle folgenden Tabellen). Die Anzahl der untersuchten Habitate (Albvorland: 83, Kraichgau und Neckarbecken: 66, Obere Gäue: 72, Oberschwaben: 68, Schwäbische Alb: 105, Tauberland: 19) gilt auch für alle folgenden Tabellen.

Die Individuenzahlen pro Hektar in den verschiedenen Bezugsräumen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tab. 4.7). Es ist jedoch ersichtlich, dass diese im Bezugsraum Schwäbische Alb tendenziell höher sind als in anderen Bezugsräumen. Die hohen Individuenzahlen im Bezugsraum

Kraichgau und Neckarbecken lassen sich auf die geringe Stichprobenzahl und zwei gute Vorkommen am Rande der Region zurückführen.

Tab. 4.7: Durchschnittliche Individuenzahlen pro Hektar in den Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD
Albvorland	6,83 ^a \pm 6,8
Kraichgau und Neckarbecken	10,00 ^a \pm 10,5
Obere Gäue	5,46 ^a \pm 5,9
Oberschwaben	4,06 ^a \pm 2,2
Schwäbische Alb	7,22 ^a \pm 13,0
Tauberland	2,33 ^a \pm 1,9

Legende: Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (oneway, [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. n = 140.

In der Folge wird nun kurz auf die jeweils an den insgesamt 424 kartierten Untersuchungsorten aufgenommenen Parameter eingegangen. Nach diesem allgemeinen Teil wird ein detaillierter Blick auf die Eigenheiten und Besonderheiten der jeweiligen Bezugsräume geworfen.

4.1.4.1 Höhenlage

E. medusa konnte in Baden-Württemberg in Höhenlagen von etwa 250 bis 950 m NN nachgewiesen werden. Unterhalb von 250 m NN kommt die Art aktuell wohl nicht mehr vor. Früher war sie auch in der planaren Stufe (etwa in der Oberrheinebene) verbreitet (vgl. EBERT UND RENNWALD 1991b). Oberhalb von 1000 m NN ist *E. medusa* wahrscheinlich auch aktuell noch in der subalpinen Stufe im Südschwarzwald (z. B. Feldberggebiet) verbreitet (vgl. EBERT UND RENNWALD 1991b).

Die am tiefsten gelegenen Vorkommen von *E. medusa* befinden sich im Tauberland und steigen auf etwa 250 m NN herab. Die Fundorte in diesem Naturraum liegen zwischen 249 und 370 m NN. Auch im Jagsttal werden Habitate in Höhenlagen zwischen 320 und 360 m NN besiedelt. In den Keuperwaldbergen, im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken sowie im Albvorland werden ebenfalls Habitate in dieser Höhenstufe besiedelt. Die niedrigsten Fundorte in Oberschwaben liegen bei knapp unter 500 m NN, diejenigen der Schwäbischen Alb bei etwa 540 m NN. Generell wurde *E. medusa* jedoch in Oberschwaben meist um 600 m NN und auf der Schwäbischen Alb zwischen 600 und 800 m NN nachgewiesen. Die höchstgelegenen nachgewiesenen Populationen liegen auf der Schwäbischen Alb im Bereich der westlichen Albhochfläche bei 950 m NN. Wie bereits erwähnt ist es sehr wahrscheinlich, dass die Art im Südschwarzwald auch noch in höher gelegenen Habitaten zu finden ist.

Im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken sowie auf der Schwäbischen Alb liegen besiedelte *Patches* signifikant höher als unbesiedelte (Tab. 4.8).

Zwischen den Höhenlagen der einzelnen Bezugsräume existieren signifikante Unterschiede. Sie lassen sich in vier Gruppen einteilen. So befinden sich das Kraichgau und Neckarbecken und das Tauberland etwa auf einer Höhenlage. Hierauf folgen das Albvorland und die Oberen Gäue. Etwas höher liegen die untersuchten Habitate in Oberschwaben und wiederum signifikant höher diejenigen der Schwäbischen Alb. Auch für besiedelte Habitate lassen sich vier signifikant voneinander unterscheidbare Gruppen finden (Tab. 4.8). Der Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken ist jedoch hierbei nicht mehr signifikant von den Höhenlagen des Albvorlandes und der Oberen Gäue unterscheidbar, da sich die Vorkommen in der höchsten Region des Bezugsraums finden.

Tab. 4.8: Höhenlagen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	447 ^b \pm 58	474 ^b \pm 32	445 \pm 59	140,5	n.s.
Kraichgau und NB	298 ^a \pm 90	451 ^b \pm 12	286 \pm 81	13,0	***
Obere Gäue	464 ^b \pm 63	484 ^b \pm 88	452 \pm 34	502,0	n.s.
Oberschwaben	599 ^c \pm 81	633 ^c \pm 45	588 \pm 87	280,0	n.s.
Schwäbische Alb	731 ^d \pm 74	747 ^d \pm 63	690 \pm 84	646,5	***
Tauberland	301 ^a \pm 42	293 ^a \pm 39	308 \pm 46	35,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.2 Habitate

Für *E. medusa* wurden acht potentiell besiedelbare Habitate, gründend auf der Literatursauswertung besiedelter Habitate, definiert (vgl. 3.3). In sechs dieser acht Habitattypen konnte die Art nachgewiesen werden (Tab. 4.9).

Tab. 4.9: Untersuchte Habitattypen und Besiedlungsgrad von *E. medusa*.

Habitattyp	1	2	3	4	5	6	7	8
Nachgewiesene Vorkommen	0	71	43	14	0	14	2	2
Gesamtzahl untersuchter Habitate	4	187	96	54	6	44	23	10
Besiedlungsgrad [%]	0	37,97	44,79	25,93	0	31,82	8,70	20,00

Legende: Habitattyp 1 = Volltrockenrasen, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = trockene, extensiv genutzte Wiesen (Salbei-Glatthaferwiesen), 5 = mesophile Wiesen (Mittleres Grünland), 6 = Böschungen und Brachen ohne Elemente von Halbtrockenrasen, 7 = Feuchtwiese/Streuwiese/Niedermoor, 8 = Brachen von Feucht- und Streuwiesen.

Keinerlei Nachweise konnten auf Volltrockenrasen (Habitattyp 1) und auf mesophilen Wiesen (Mittleres Grünland, Habitattyp 5) erbracht werden. Diese Habitattypen wurden jedoch nur selten in die Untersuchungen mit einbezogen, da sie entweder kaum auftraten (Volltrockenrasen) oder meist zu intensiv genutzt wurden (Mittleres Grünland). Eher selten ist *E. medusa* in Feuchthabitaten anzutreffen, wobei die Art in Brachen (Habitattyp 8) etwas stetiger als in extensiv genutzten Feuchtwiesen (Habitattyp 7) vorzukommen scheint. Der Anteil besiedelter Habitate in Feuchtwiesen entspricht hierbei nicht dem Erwartungswert (vgl. Tab. 4.5). Trockene, extensiv genutzte Magerwiesen (mehrheitlich Salbei-Glatthaferwiesen, Habitattyp 4) waren zu etwa einem Viertel besiedelt, etwas häufiger ist die Art an eher mesophilen Böschungen und Brachen (Habitattyp 6). Die am häufigsten genutzten Habitattypen sind jedoch eindeutig Halbtrockenrasen, wobei ihre Brachen (Habitattyp 3) der extensiv genutzten Ausprägung (Habitattyp 2) vorgezogen werden. So konnten zwar 48,63 % aller Vorkommen auf offenen Halbtrockenrasen erbracht werden, der Besiedlungsgrad ist jedoch in ihren Brachen mit 44,79 % am höchsten. Allgemein ist hierbei zu beachten, dass es sich bei diesen Beobachtungen um Imaginalhabitate handelt und sich die Larvalhabitate nur am Rande oder überhaupt nicht auf diesen Flächen befinden können.

Im Albvorland wurden vor allem extensiv genutzte Halbtrockenrasen und deren Brachen, Magerwiesen und mesophile Brachen untersucht (Tab. 4.10). Fünf der sechs Vorkommen in diesem Bezugsraum finden sich in versaumten Halbtrockenrasenbrachen. Keinerlei Nachweise von *E. medusa* gelangen in dieser Region dagegen in offenen, extensiv genutzten Halbtrockenrasen, in eher mesophilem Grünland und dessen Brachen sowie in Feuchtwiesen.

In den Oberen Gäuen wurden ebenfalls vor allem Halbtrockenrasen und deren Brachen, außerdem extensiv genutzte Magerwiesen untersucht. Die meisten Vorkommen von *E. medusa* finden sich in extensiv genutzten, schafbeweideten Halbtrockenrasen, deren Brachen und angrenzenden Magerwiesen. Diese stellen die Kernhabitate der Heckengäu-Metapopulationen dar. Daneben existieren am Südrand des Heckengäus (im Übergangsbereich zum Albvorland, MTB 7319) Populationen an eher mesophilen Straßenböschungen und auf einer ehemaligen Deponie im Wald. Das Vorkommen im Feuchtbereich befindet sich im Südteil der Oberen Gäue im NSG Mittelmeß bei Pfohren im Baar-Wutach-Gebiet (MTB 8017). Die besiedelten Habitatstrukturen sind jedoch auch hier durch Streuauflage eher bodentrocken.

In Oberschwaben wurden neben Halbtrockenrasen und deren Brachen vor allem mesophile Brachen sowie extensiv genutzte Feuchtwiesen untersucht. Hier werden aktuell ebenfalls Halbtrockenrasen und deren Brachen besiedelt. Beide Habitattypen lassen sich allerdings vor allem randlich in der Grenzregion zur Schwäbischen Alb (z. B. MTB 7921) nachweisen. Im Sigmaringer Forst (MTB 7921) existieren wenige Populationen auf Halbtrockenrasen und Magerwiesen im Wald. Im restlichen Oberschwaben und damit in weiten Teilen der Region spielen derartige Habitattypen keine Rolle, da sie hier extrem selten sind. Regelmäßig lässt sich *E. medusa* (vor allem im Westallgäuer Hügelland) dann nur noch an eher mesophilen Böschungen der Bahnlinien und Verkehrsbegleitflächen nachweisen. In derartigen Habitaten ist die Chance am höchsten, dieser Art in Oberschwaben noch zu begegnen. Fast keine Rolle spielen dagegen Feuchtwiesen und -brachen. Nur in einem Fall konnte im NSG Hauwiesen bei Welschingen (MTB 8118) ein Exemplar von *E. medusa* nachgewiesen werden. Bei den meisten der untersuchten Feuchthabitate handelte es sich um ehemalige Fundorte der Art.

Auf der Schwäbischen Alb wurden fast ausschließlich Halbtrockenrasen und deren Brachen untersucht. In diesem Bezugsraum liegt der Verbreitungsschwerpunkt von *E. medusa* eindeutig in den zahlreichen schafbeweideten Halbtrockenrasen, ihren Brachen und angrenzenden Magerwiesen. Es kann mit hoher Wahrscheinlichkeit davon ausgegangen werden, dass die Art überall in nicht zu intensiv und kurzrasig beweideten Halbtrockenrasen anzutreffen ist. Daneben kommt sie auch an zahlreichen eher mesophilen Böschungen sowie in streureichen und bodentrockenen Feuchtblachen (NSG Schopflocher Moor, MTB 7423) vor. Somit wird in dieser Region das gesamte zur Verfügung stehende Habitatpotential genutzt.

Wie auf der Schwäbischen Alb wurden auch im Tauberland hauptsächlich Halbtrockenrasen und ihre Brachen untersucht. Hier ist *E. medusa* in Halbtrockenrasen, ihren Brachen und in Magerwiesen anzutreffen. Andere besiedelbare Habitattypen konnten in dieser Region nicht nachgewiesen werden, wobei der Schwerpunkt auf bekannten Fundorten der Art lag. Die von *E. medusa* genutzten Halbtrockenrasen im Tauberland zeichnen sich durch Streureichtum und Einnischung aus, es handelt sich bei ihnen niemals um offene, lückige Typen.

Ein detaillierter Einblick in die jeweiligen Habitatpräferenzen erfolgt im nächsten Teilkapitel.

Tab. 4.10: Untersuchte Habitattypen, unterteilt nach Bezugsräumen. Der jeweils erste Wert gibt die von *E. medusa* besiedelte Anzahl, der zweite Wert die unbesiedelten Habitate an.

Bezugsraum	Habitattyp	1	2	3	4	5	6	7	8
Albvorland		0/0	0/20	5/24	1/20	0/4	0/13	0/2	0/0
Kraichgau und NB		0/4	2/39	1/9	1/11	0/0	1/3	0/0	0/0
Obere Gäue		0/0	15/35	5/15	5/10	0/1	2/7	0/0	1/4
Oberschwaben		0/0	3/13	4/12	1/4	0/0	7/15	1/20	0/4
Schwäbische Alb		0/0	45/66	22/25	5/7	0/1	2/3	1/1	1/2
Tauberland		0/0	3/7	5/10	1/2	0/0	0/0	0/0	0/0

Legende: Habitattyp 1 = Volltrockenrasen, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = magere, extensiv genutzte Wiesen (Salbei-Glatthaferwiesen), 5 = mesophile Wiesen (Mittleres Grünland), 6 = Böschungen und Brachen ohne Elemente von Halbtrockenrasen, 7 = Feuchtwiese/Streuwiese/Niedermoor, 8 = Brachen von Feucht- und Streuwiesen.

4.1.4.3 Flächengröße

Die untersuchten Habitate waren durchschnittlich 5,89 ha groß.

Besiedelte Habitate sind dabei durchschnittlich knapp doppelt so groß wie unbesiedelte. Dieser Unterschied ist als höchst signifikant einzustufen (Tab. 4.11). Die kleinsten von *E. medusa* dauerhaft besiedelten Habitate, die keinen direkten Kontakt zu benachbarten Populationen haben, weisen eine Flächengröße von etwa 0,1 ha auf. Meist jedoch liegen kleinere Habitate in einem Größenbereich von 0,5-1 ha. Die Habitate können natürlich beliebig groß werden.

Tab. 4.11: Flächengrößen der von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitate (n = 424).

	Flächengröße [ha] ± SD	min. Flächengröße [ha]	max. Flächengröße [ha]
Besiedelt	8,09 ± 12,4	0,10	76,57
Unbesiedelt	4,73 ± 7,7	0,10	59,02

Zwischen den einzelnen Bezugsräumen bestehen teilweise recht große Unterschiede in der Flächengröße (Tab. 4.12). So finden sich die durchschnittlich größten Habitatkomplexe auf der Schwäbischen Alb und im Tauberland, während die Flächen im Albvorland, im Kraichgau und Neckarbecken, in den Oberen Gäuen und in Oberschwaben kleiner sind. Besonders großflächige Habitate besiedelt *E. medusa* im Tauberland, im Albvorland und auf der Schwäbischen Alb, während die besetzten *Patches* des Kraichgaus und Neckarbeckens und Oberschwabens durchschnittlich deutlich kleiner sind. Diese Unterschiede sind allerdings jeweils nicht als signifikant einzustufen (Tab. 4.12).

Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten existieren nur für das Albvorland, wo die besetzten *Patches* deutlich großflächiger sind.

Tab. 4.12: Flächengrößen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt ± SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	4,30 ^a ± 6,5	9,68 ^a ± 11,3	3,88 ± 5,9	91,0	*
Kraichgau und NB	4,16 ^a ± 7,1	3,55 ^a ± 3,2	4,21 ± 7,3	139,0	n.s.
Obere Gäue	4,55 ^a ± 9,5	6,84 ^a ± 14,3	3,09 ± 4,0	551,0	n.s.
Oberschwaben	5,82 ^a ± 10,6	2,92 ^a ± 3,4	6,72 ± 11,8	347,5	n.s.
Schwäbische Alb	8,03 ^a ± 11,6	8,70 ^a ± 12,8	6,25 ± 7,7	948,0	n.s.
Tauberland	9,98 ^a ± 11,3	14,34 ^a ± 15,3	6,06 ± 3,3	40,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * P ≤ 0,05, ** P ≤ 0,01, *** P ≤ 0,001, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.4 Konnektivität

Generell liegen unbesiedelte Habitate isolierter als von *E. medusa* besiedelte, dieser Unterschied ist jedoch knapp nicht als signifikant einzuordnen (Tab. 4.13). Die durchschnittliche Entfernung zu den drei (in verschiedenen Himmelsrichtungen) nächstgelegenen Habitaten liegt bei besiedelten *Patches* bei 1,46 km, bei unbesiedelten bei 1,67 km. Die minimale durchschnittliche Entfernung besiedelter Habitate liegt bei 0,33 km, die maximale bei etwa 3,42 km.

Tab. 4.13: Konnektivität der von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitate (n = 424).

	Konnektivität [km] ± SD	max. Konnektivität [km]	min. Konnektivität [km]
Besiedelt	1,46 ± 0,6	0,33	3,42
Unbesiedelt	1,67 ± 0,8	0,33	4,50

In den Bezugsräumen Albvorland, Kraichgau und Neckarbecken, Obere Gäue und Oberschwaben ist die Konnektivität unbesiedelter Habitate deutlich geringer als die der besiedelten (Tab. 4.14). Dagegen liegen auf der Schwäbischen Alb und im Tauberland besiedelte Habitate sogar etwas isolierter als unbesiedelte. Trotzdem ist in diesen beiden Bezugsräumen die Konnektivität der von *E. medusa* besiedelten Habitate höher als in Oberschwaben. Die Konnektivität aller Habitate ist in Oberschwaben signifikant kleiner als in den Oberen Gäuen. Keine signifikanten Unterschiede zeigen sich in der Verknüpfung besiedelter Habitate.

Zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten existieren in den einzelnen Bezugsräumen ebenfalls keine signifikanten Unterschiede.

Die am engsten miteinander verknüpften Habitate (0,33 km) finden sich auf der Schwäbischen Alb. Stark isolierte und dennoch besiedelte Habitate finden sich ebenfalls auf der Schwäbischen Alb (3,42 km) sowie in den Oberen Gäuen (3,33 km).

Tab. 4.14: Konnektivität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	1,64 ^{a, b} \pm 0,9	1,01 ^a \pm 0,5	1,69 \pm 0,9	123,5	n.s.
Kraichgau und NB	1,59 ^{a, b} \pm 0,7	1,38 ^a \pm 0,1	1,61 \pm 0,8	122,5	n.s.
Obere Gäue	1,38 ^a \pm 0,6	1,27 ^a \pm 0,7	1,45 \pm 0,6	474,5	n.s.
Oberschwaben	1,94 ^b \pm 0,9	1,65 ^a \pm 0,5	2,04 \pm 1,0	342,5	n.s.
Schwäbische Alb	1,45 ^{a, b} \pm 0,7	1,48 ^a \pm 0,6	1,39 \pm 0,7	922,0	n.s.
Tauberland	1,55 ^{a, b} \pm 0,6	1,61 ^a \pm 0,5	1,49 \pm 0,7	36,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.5 Exposition

E. medusa konnte auf Flächen jeglicher Exposition nachgewiesen werden (Tab. 4.15). Eine besondere Bevorzugung, wie dies für viele Arten etwa für eine Südexposition belegt ist, besteht bei dieser Art nicht. Voll südexponierte Habitate werden eher gemieden, auf diesen Flächen ist der Besiedlungsgrad am niedrigsten (23 %). Dagegen ist *E. medusa* in südwest- (32 %) und südostexponierten (44 %) Habitaten durchaus regelmäßig anzutreffen. Ebenfalls häufig ist die Art auf ebenen (43 %) und kuppigen (61 %) Flächen. Kuppen treten allerdings vornehmlich auf der Schwäbischen Alb, also im Verbreitungszentrum auf, woraus sich der hohe Besiedlungsgrad erklärt. Auch auf für viele Arten eher ungünstigen Expositionen konnte *E. medusa* wiederholt nachgewiesen werden, so besiedelt sie nordwest-, (25 %), nordost- (36 %) und nordexponierte (26 %) Flächen genauso wie reine West- (37 %) und Ostexpositionen (31 %).

Tab. 4.15: Exposition der von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitate.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe
Besiedelt	5	4	5	11	21	20	11	5	50	14
Unbesiedelt	14	7	11	14	70	42	19	15	67	9
Besiedlungsgrad [%]	26,32	36,36	31,25	44,00	23,01	32,26	36,67	25,00	42,74	60,87

Die Verteilung der Expositionen in Zusammenhang mit der jeweiligen Inkliniation verdeutlicht Abb. 4.9. Klar ersichtlich ist hierbei die Präferenz eher geringer Inkliniationen (< 10 %) in allen Himmelsrichtungen. Bei größerer Hangneigung werden bevorzugt südwest- und südostexponierte Habitate besiedelt,

während voll südexponierte eher gemieden werden. Unterschiede in den Expositionen besiedelter und unbesiedelter Habitate sind allerdings nicht als signifikant zu werten.

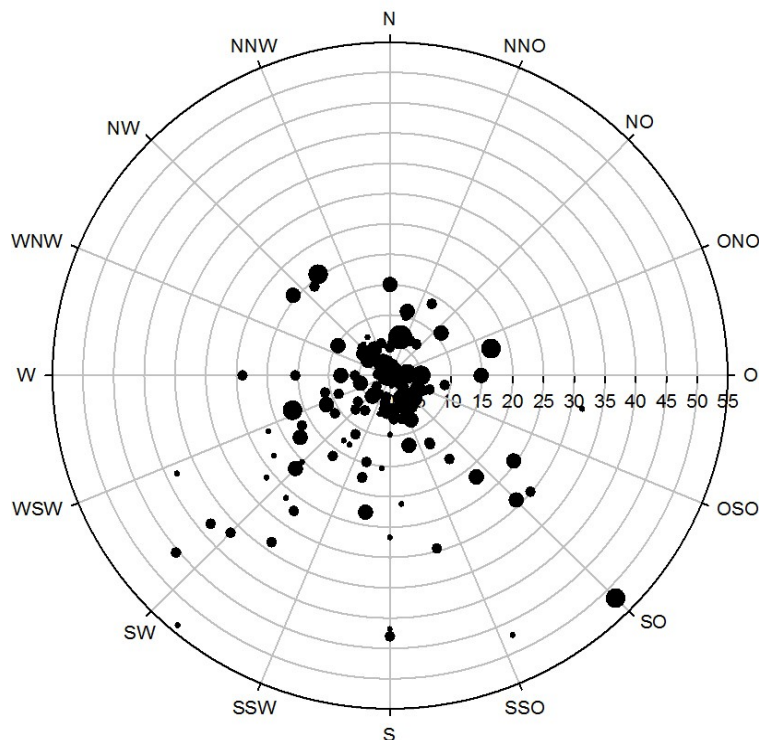


Abb. 4.9: Exposition und Inklination der von *E. medusa* im Untersuchungsraum besiedelten Habitate.

Legende: Kleine Punkte = Einzelnachweis, mittelgroße Punkte: 2-5 Individuen, große Punkte: > 5 Individuen.

Vier der sechs aktuell im Albvorland besiedelten Habitate liegen in voller Südexposition, wobei jedoch drei stark eingemischt sind, also die hintersten Winkel der Hangbereiche darstellen (Tab. 4.16). Ein weiteres ist leicht westexponiert und eines nordwestexponiert. Im Kraichgau und Neckarbecken sind drei der fünf besiedelten Habitate auf Kuppen angesiedelt. In diesen Fällen kann *E. medusa* zwischen ebenen Flächen und jeglichen Expositionen wählen, die meisten Falter flogen jedoch in den Südexpositionen. Daneben existieren ein südexponiertes und ein ebenes besiedeltes Habitat. In den Oberen Gäuen werden jegliche Expositionen besiedelt, eine klare Präferenz ist nicht zu erkennen. Die meisten Vorkommen finden sich dabei auf ebenen und südlich exponierten (süd- bis südwestexponiert) Flächen. Auch in Oberschwaben werden zahlreiche verschieden exponierte Habitate besiedelt, auch hier besonders häufig ebene oder in südlicher Exposition liegende Flächen. Auf der Schwäbischen Alb zeigt *E. medusa* ebenfalls keine Präferenzen für bestimmte Expositionen, die Art wurde überall häufig angetroffen. Im Tauberland dagegen scheinen volle Südexpositionen gemieden zu werden, während die Art eher auf südwest- bis westexponierte Hanglagen ausweicht.

Tab. 4.16: Exposition der von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitate nach Bezugsräumen.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe
Naturraum										
Albvorland	0/7	0/2	0/2	0/7	4/20	0/15	1/4	1/10	0/13	0/3
Kraichgau und NB	0/2	0/1	0/3	0/0	1/23	0/14	0/8	0/2	1/7	3/6
Obere Gäue	2/5	1/3	2/4	1/5	5/15	5/11	3/6	1/4	7/18	1/1
Oberschwaben	0/0	1/1	0/2	2/4	4/14	1/7	2/4	0/0	6/36	1/1
Schwäbische Alb	3/4	2/4	2/4	8/9	6/11	9/16	3/4	1/2	33/39	9/12
Tauberland	0/0	0/0	1/1	0/0	1/7	4/6	2/4	0/0	1/1	0/0

Aktuell liegen 36 % der von *E. medusa* besiedelten Habitate in südlicher Exposition (südwest- bis südostexponiert). Von 76 ehemals besiedelten, aktuell definitiv erloschenen Vorkommen wurde der Anteil der Südexpositionen errechnet, dieser liegt bei 49 %. (Tab. 4.17). Südexpositionen sind also besonders stark und signifikant ($p < 0,001$) überproportional vom Rückgang betroffen. Besonders in den Bezugsräumen Kraichgau und Neckarbecken und Tauberland sind südexponierte Vorkommen stark rückläufig, während in Oberschwaben und im Albvorland auch eben gelegenen Habitate vom Rückgang betroffen sind. Der Anteil an erloschenen, ehemals bekannten Populationen ist in Oberschwaben am höchsten, jedoch sind auch zu jeweils etwa gleichen Anteilen zahlreiche Vorkommen im Albvorland, im Kraichgau und Neckarbecken, in den Oberen Gäuen und im Tauberland erloschen. Von der Schwäbischen Alb ist nur ein einziges nicht mehr besiedeltes Habitat bekannt, dieses befindet sich jedoch schon im Übergangsbereich zum Hegau.

Tab. 4.17: Exposition der von *E. medusa* ehemals besiedelten, aktuell erloschenen Vorkommen.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe	Anteil [%]
Naturraum											
Albvorland	0	1	0	0	2	1	0	3	7	0	18,42
Kraichgau und NB	0	0	0	0	6	3	1	0	1	2	17,11
Obere Gäue	1	0	1	3	2	0	3	0	4	0	18,42
Oberschwaben	0	0	2	0	3	5	0	0	11	0	27,63
Schwäbische Alb	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1,32
Tauberland	0	0	0	0	6	2	1	0	0	0	11,84
Keuperwaldberge	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3,95
Kocher-Jagst-Ebenen	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2,63
Anteil [%]	2,63	1,32	3,95	3,95	27,63	17,11	6,58	3,95	31,58	2,63	

4.1.4.6 Inklinatation

Von *E. medusa* besiedelte Habitate sind durchschnittlich etwas weniger steil (11,45 %) als unbesiedelte (13,25 %) (Abb. 4.10, Tab. 4.18). Diese Differenz ist als signifikant anzusehen ($p = 0,019$). Die Art meidet also stark hanggeneigte Bereiche und bevorzugt leicht geneigte bis ebene Habitate. Die steilste besiedelte Fläche befindet sich auf der Schwäbischen Alb und weist eine Hangneigung von 53,75 % auf (Tab. 4.18). Darunter werden Inklinatationen bis zur totalen Ebene (0 %) besiedelt.

Tab. 4.18: Inklination der von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitate (n = 424).

	Inklination [°] ± SD	min. Inklination [°]	max. Inklination [°]
Besiedelt	11,45 ± 11,7	0	53,75
Unbesiedelt	13,24 ± 11,2	0	58,59

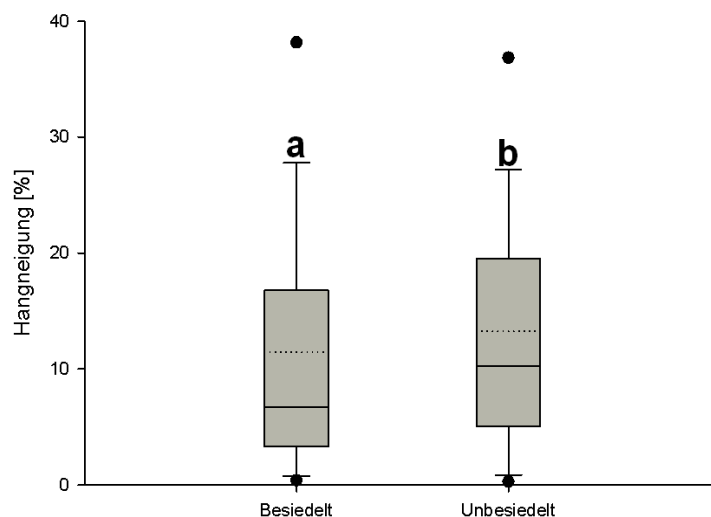


Abb. 4.10: Inklination der von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate sind signifikant weniger geneigt als unbesiedelte. Die gepunktete Linie gibt den Mittelwert an, die durchgezogene den Median. Kleinbuchstaben (a, b) bezeichnen unterschiedliche Signifikanzniveaus nach Mann-Whitney U Test ($p = 0,019$), die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Die Hangneigung aller Habitate kann in drei signifikant unterscheidbare Gruppen eingeteilt werden (Tab. 4.19). Demnach besitzen Habitate in Oberschwaben durchschnittlich die geringste Inklination. Hierauf folgen die Schwäbische Alb und die Oberen Gäue sowie das Albvorland und das Kraichgau und Neckarbecken. Signifikant am stärksten hanggeneigt sind die *Patches* des Tauberlandes.

Besiedelte Habitate lassen sich in zwei signifikant unterscheidbare Gruppen einteilen. Hierbei sind die besiedelten *Patches* des Kraichgaus und Neckarbeckens und Oberschwabens signifikant weniger hanggeneigt als die im Tauberland (Tab. 4.19).

In den verschiedenen Bezugsräumen gestaltet sich die Inklination recht unterschiedlich. Im Albvorland, in den Oberen Gäuen, in Oberschwaben und im Tauberland sind besiedelte Habitate stärker hanggeneigt als unbesiedelte, die Unterschiede sind jedoch nicht signifikant. Dagegen sind die besiedelten *Patches* im Kraichgau und Neckarbecken und auf der Schwäbischen Alb signifikant flacher als die besiedelten.

Der Fakt, dass *E. medusa* insgesamt eher weniger geneigte Flächen bevorzugt (s. o.) ist also vor allem auf die geringere Hangneigung der auf der Schwäbischen Alb besiedelten *Patches* zurückzuführen. Dies lässt sich dadurch erklären, dass die Art auf der Schwäbischen Alb in der Lage ist, eben gelegene, ungenutzte Bracheflächen zu besiedeln, die zudem häufig mager und streureich sind. Derartige Habitate existieren in den übrigen Bezugsräumen meist nicht mehr in den intensiv genutzten ebenen (Tal-)Lagen, sondern fast ausschließlich an den schwerer zugänglichen und entsprechend stärker geneigten Hangbereichen.

Tab. 4.19: Inklination untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	15,67 ^b \pm 11,9	21,41 ^{a,b} \pm 14,1	15,22 \pm 11,7	165,0	n.s.
Kraichgau und NB	15,75 ^b \pm 10,9	7,44 ^a \pm 5,3	16,43 \pm 4,0	68,0	*
Obere Gäue	11,08 ^{a,b} \pm 8,9	11,82 ^{a,b} \pm 9,2	10,61 \pm 8,8	573,0	n.s.
Oberschwaben	6,54 ^a \pm 7,0	7,67 ^a \pm 6,9	6,19 \pm 7,1	332,0	n.s.
Schwäbische Alb	10,77 ^{a,b} \pm 12,3	9,57 ^a \pm 11,8	13,92 \pm 13,3	771,0	*
Tauberland	23,94 ^c \pm 8,2	24,07 ^b \pm 9,4	21,91 \pm 9,1	42,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.7 Nutzung

E. medusa besiedelt bevorzugt Brachen oder extensiv schafbeweidete Flächen (Tab. 4.20). Die meisten Populationen (56,16 %) konnten in brachliegenden Habitaten nachgewiesen werden. Die anteilig am besten besiedelten Flächen stellen schafbeweidete Habitate dar. Daneben existieren wenige Populationen in extensiv bewirtschafteten, einmal jährlich gemähten Wiesen. Noch seltener ist *E. medusa* in zwei- bis mehrmalig gemähten Wiesen anzutreffen. Hier ist die Art höchstwahrscheinlich ausschließlich Nektargast. Auf von Pferden oder Kühen beweideten Flächen, die jedoch nur selten in die Untersuchungen einfließen, konnten keine Vorkommen von *E. medusa* nachgewiesen werden.

Tab. 4.20: Nutzungstypen in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

Nutzung	Brache	Schafweide	Pferde-/Kuhweide	Mahd 1	Mahd 2
Besiedelt	82	36	0	25	3
Unbesiedelt	112	41	11	87	27
Besiedlungsgrad [%]	42,27	46,75	0	22,32	10

Legende: Mahd 1: Einmal jährliche Mahd, Mahd 2: Zwei- bis mehrmalige Mahd pro Jahr.

Da die Habitatnutzung in den einzelnen Bezugsräumen wiederum recht unterschiedlich ist, soll an dieser Stelle etwas genauer darauf eingegangen werden (Tab. 4.21). Im Albvorland liegen geeignete Habitate vor allem in Form von Brachen und extensiv genutzten Wiesen vor, Schafweiden sind dagegen recht selten. Zwei Drittel der verbliebenen *medusa*-Populationen im Albvorland reproduzieren in Brachen, jeweils ein Drittel in Schafweiden und in einmal jährlich gemähten mesophilen Magerwiesen. Die Populationen des Bezugsraums Kraichgau und Neckarbecken siedeln vornehmlich auf schafbeweideten Halbtrockenrasen, wie dies auch in den benachbarten Oberen Gäuen häufig der Fall ist; dort werden zudem regelmäßig Brachen besiedelt. Nachweise aus Wiesen sind auf nektarsuchende Exemplare benachbarter Reproduktionshabitate zurück zu führen. In Oberschwaben werden aktuell fast ausschließlich Brachen besiedelt. Kaum noch Nachweise existieren aus extensiv genutzten Feuchtwiesen (Nutzungstyp Mahd 1). Schafweiden konnten in diesem Bezugsraum nicht nachgewiesen werden. Auf der Schwäbischen Alb werden ebenfalls beweidete Halbtrockenrasen und deren Brachen in hohen Anteilen besiedelt. Auffällig ist jedoch, dass auch einmalig gemähte Wiesen (nachweislich) nicht nur als Nektarhabitate genutzt werden können, sondern auch der Reproduktion dienen. Im Tauberland konnten Populationen sowohl in Brachen als auch in extensiv genutzten, eher mesophilen Wiesen nachgewiesen werden. Schafbeweidung spielt auch in diesem Bezugsraum eine eher untergeordnete Rolle.

Tab. 4.21: Nutzungstypen in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Nutzung	Brache	Schafweide	Pferde-/Kuhweide	Mahd 1	Mahd 2
Naturraum					
Albvorland	4/37	1/8	0/0	1/31	0/7
Kraichgau und NB	0/21	4/17	0/2	1/16	0/15
Obere Gäue	13/33	10/24	0/1	4/11	1/3
Oberschwaben	13/39	0/0	0/2	2/22	1/5
Schwäbische Alb	40/46	20/24	0/6	15/24	1/5
Tauberland	7/13	0/1	0/0	2/5	0/0

4.1.4.8 Wirtspflanzenhäufigkeit

In den untersuchten Habitaten sind Schwingel (*Festuca* spp.) meist flächig vorhanden. Der Besiedlungsgrad von *E. medusa* nimmt mit zunehmender Wirtspflanzenhäufigkeit zu. Ab einem bestimmten Häufigkeitsgrad der Wirtspflanze ist dieser jedoch nicht mehr für eine erhöhte Wahrscheinlichkeit eines Vorkommens der Art entscheidend.

Zwischen den einzelnen Bezugsräumen zeigen sich kaum Unterschiede im Besiedlungsgrad in Abhängigkeit von der Wirtspflanzenhäufigkeit (Tab. 4.22). Besiedelt werden bevorzugt Habitats, in denen *Festuca* spp. regelmäßig bis sehr häufig auftreten. Auf der Schwäbischen Alb werden auch Flächen mit seltenem Auftreten der Wirtspflanzen regelmäßig besiedelt, während ab häufigem Vorkommen von *Festuca* spp. mit hoher Wahrscheinlichkeit mit *E. medusa* zu rechnen ist.

Tab. 4.22: Wirtspflanzenhäufigkeit in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Wirtspflanzen	Nicht vorhanden	Sehr selten	Selten	Mäßig häufig	Regelmäßig	Häufig	Sehr häufig	Massenhaft
Bezugsraum								
Albvorland	0/1	0/2	0/24	0/5	2/26	4/19	0/5	0/1
Kraichgau und NB	0/0	0/2	0/13	0/4	1/19	0/18	4/10	0/0
Obere Gäue	0/1	0/3	6/18	5/8	2/11	9/17	6/11	0/3
Oberschwaben	0/0	0/0	3/15	1/6	4/23	6/17	1/4	1/3
Schwäbische Alb	0/0	0/5	12/25	2/4	41/47	16/18	3/3	2/2
Tauberland	0/0	0/0	2/5	0/1	3/9	4/4	0/0	0/0

4.1.4.9 Höhe der Krautschicht

Von *E. medusa* besiedelte Habitats weisen eine höchst signifikant niedrigere Höhe der Krautschicht (zur Flugzeit im Mai/Juni) auf als unbesiedelte (Abb. 4.11). Die Krautschicht besiedelter Habitats ist durchschnittlich 34,82 cm hoch, die unbesiedelter 37,48 cm. Dies ist dadurch erklärbar, dass zum einen bevorzugt brachliegende oder schafbeweidete und zum anderen wenig produktive Flächen besiedelt werden und ein- bis mehrmalig gemähte (und damit höherwüchsige) und produktive Habitats eher gemieden werden.

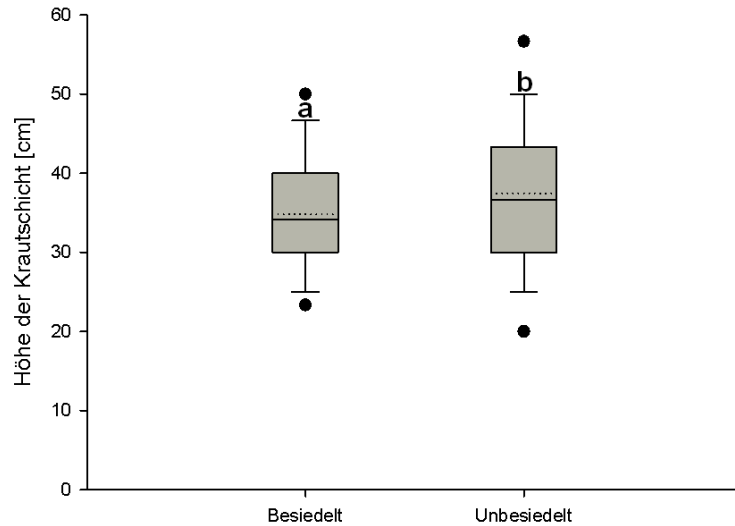


Abb. 4.11: Höhe der Krautschicht in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate verfügen über eine signifikant kürzere Krautschicht als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Kleinbuchstaben (a, b) bezeichnen unterschiedliche Signifikanzniveaus nach Mann-Whitney U Test ($p = 0,006$), die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Die Höhe der Krautschicht kann in zwei signifikant unterscheidbare Gruppen eingeteilt werden (Tab. 4.23). Demnach ist die Krautschicht im Kraichgau und Neckarbecken signifikant länger als in den anderen Bezugsräumen mit Ausnahme Oberschwabens.

Diese Unterschiede werden allerdings beim Vergleich der Höhen der Krautschicht besiedelter und unbesiedelter Habitate nach Bezugsräumen nicht sichtbar. Hier ergeben sich keinerlei signifikante Differenzen.

Besiedelte Habitate können in zwei signifikant unterscheidbare Gruppen eingeteilt werden (Tab. 4.23). Hierbei verfügen die besiedelten *Patches* im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken über signifikant erhöhte Krautschichtlängen im Vergleich zu allen anderen Bezugsräumen.

Minimal werden *Patches* mit etwa 20 cm Krautschicht-Höhe besiedelt, noch kurzrasigere Flächen (z.B. intensiv beweidete Halbtrockenrasen) werden gemieden. Die maximale Höhe der Krautschicht in besiedelten Habitaten liegt bei 60 cm, derartige Höhen werden ausschließlich in extensiv genutzten Magerwiesen erreicht.

Die Höhe der Krautschicht ist also direkt mit der Art der Nutzung des Habitats korreliert.

Tab. 4.23: Höhe der Krautschicht untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	36,79 ^a \pm 8,8	36,11 ^a \pm 3,8	36,84 \pm 9,1	209	n.s.
Kraichgau und NB	43,31 ^b \pm 11,4	51,33 ^b \pm 6,1	42,65 \pm 11,5	74,5	n.s.
Obere Gäue	36,71 ^a \pm 9,1	36,61 ^a \pm 8,5	36,78 \pm 9,5	615	n.s.
Oberschwaben	37,18 ^{a,b} \pm 9,5	36,35 ^a \pm 7,3	37,44 \pm 10,1	399,5	n.s.
Schwäbische Alb	32,76 ^a \pm 8,2	33,03 ^a \pm 6,6	32,07 \pm 11,4	991,5	n.s.
Tauberland	33,16 ^a \pm 9,0	32,50 ^a \pm 10,3	33,89 \pm 7,9	40,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.10 Deckungsgrade der Baumschichten

Der Deckungsgrad höherer Baumschichten (> 12 m) ist in den untersuchten Habitats äußerst gering. Da die von *E. medusa* besiedelten Habitats fast immer im Offenland liegen, spielen Baumschichten kaum eine Rolle in der Habitatstruktur. Nur 0,11 % (besiedelt) und 0,80 % (unbesiedelt) der untersuchten Meterquadrate sind von höheren Baumschichten bedeckt (Tab. 4.23). Eine kaum bedeutendere Rolle spielen die Deckungsgrade niedrigerer Baumschichten (6-12 m). Besiedelte Habitats waren zu 2,27 % bedeckt, unbesiedelte zu 1,20 %. Immerhin weisen 15,75 % besiedelter Habitats einen (wenn auch geringen) Anteil an niedrigeren Baumschichten auf. Dies sind häufig eher kümmerliche Kiefern am Saum von Halbtrockenrasen oder Streuobstbestände. Die Unterschiede in den Baumschichten zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats sind zwar jeweils signifikant (Tab. 4.24), jedoch aufgrund der geringen Gesamtdeckungsgrade wohl vernachlässigbar.

Tab. 4.24: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) und niedrigerer Baumschichten (B2) in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitats. Es zeigen sich jeweils signifikante Unterschiede im Deckungsgrad zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats (n = 424).

Baumschicht	Deckungsgrad [%] \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt	Unbesiedelt		
B1	0,11 \pm 1,4	0,80 \pm 5,2	19415	*
B2	2,27 \pm 8,2	1,20 \pm 5,0	18495	**

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Zwischen den einzelnen Bezugsräumen bestehen sowohl für alle untersuchten als auch für besiedelte Habitats keine signifikanten Unterschiede für beide Baumschichten (Tab. 4.25, Tab. 4.26). Höhere Baumschichten im Habitat von *E. medusa* treten ausschließlich auf der Schwäbischen Alb zu einem sehr geringen Prozentsatz (0,22 %) auf (Tab. 4.25). Niedrigere Baumschichten sind vor allem in besiedelten Habitats des Albvorlandes, des Tauberlandes (jeweils Streuobstbestände) und der Schwäbischen Alb (Kiefernbestände) verbreitet (Tab. 4.26).

Tab. 4.25: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	1,43 ^a \pm 8,7	0 ^a \pm 0	1,54 \pm 9,0	216,0	n.s.
Kraichgau und NB	0,91 ^a \pm 3,1	0 ^a \pm 0	0,89 \pm 3,2	137,5	n.s.
Obere Gäue	0,46 ^a \pm 3,0	0 ^a \pm 0	0,76 \pm 3,8	588,0	n.s.
Oberschwaben	0 ^a \pm 0	0 ^a \pm 0	0 \pm 0	416,0	n.s.
Schwäbische Alb	0,16 ^a \pm 1,6	0,22 ^a \pm 1,9	0 \pm 0	1087,5	n.s.
Tauberland	0 ^a \pm 0	0 ^a \pm 0	0 \pm 0	45,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Tab. 4.26: Deckungsgrade niedrigerer Baumschichten (B2) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	1,95 ^a \pm 5,3	3,61 ^a \pm 2,5	1,82 \pm 5,4	92,0	***
Kraichgau und NB	0,61 ^a \pm 3,5	0 ^a \pm 0	0,66 \pm 3,6	147,5	n.s.
Obere Gäue	1,64 ^a \pm 6,6	1,25 ^a \pm 5,7	1,89 \pm 7,2	615,0	n.s.
Oberschwaben	1,24 ^a \pm 4,9	1,21 ^a \pm 3,3	1,25 \pm 5,3	398,5	n.s.
Schwäbische Alb	1,91 ^a \pm 9,0	2,64 ^a \pm 10,4	0 \pm 0	986,0	n.s.
Tauberland	1,55 ^a \pm 6,3	3,33 ^a \pm 2,5	0,50 \pm 1,6	19,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.11 Deckungsgrade der Strauchschichten

Der Deckungsgrad höherer Strauchschichten (1,5 – 6 m) spielt sowohl in besiedelten (1,91 %) als auch in unbesiedelten (2,36 %) Habitats eine untergeordnete Rolle (Tab. 4.27). Es ergeben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Deckungsgraden besiedelter und unbesiedelter Habitats sowie zwischen den Bezugsräumen (Tab. 4.28).

In den Oberen Gäuen weisen unbesiedelte Habitats einen signifikant erhöhten Anteil an höherer Strauchschichten auf, in Oberschwaben ist dieser in besetzten *Patches* signifikant erhöht.

Tab. 4.27: Deckungsgrade höherer (S1), mittlerer Baumschichten (S2) und niedriger (S3) Strauchschichten in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitats. Es zeigen sich jeweils keine signifikanten Unterschiede im Deckungsgrad zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats (n = 424).

Strauchschicht	Deckungsgrad [%] \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt	Unbesiedelt		
S1	1,91 \pm 5,2	2,36 \pm 6,1	20140,5	n.s.
S2	2,64 \pm 4,9	3,29 \pm 6,4	20020,5	n.s.
S3	6,20 \pm 8,4	6,28 \pm 9,5	19545,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Tab. 4.28: Deckungsgrade höherer Strauchschichten (S1) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	3,17 ^a \pm 6,3	3,72 ^a \pm 4,9	3,13 \pm 6,4	190,0	n.s.
Kraichgau und NB	1,64 ^a \pm 5,0	1,33 ^a \pm 3,0	1,67 \pm 5,2	143,5	n.s.
Obere Gäue	1,93 ^a \pm 6,0	0 ^a \pm 0	3,15 \pm 7,4	476,0	**
Oberschwaben	2,01 ^a \pm 6,7	4,17 ^a \pm 10,8	1,35 \pm 4,7	331,0	*
Schwäbische Alb	1,38 ^a \pm 4,2	1,12 ^a \pm 3,0	2,07 \pm 6,4	1073,0	n.s.
Tauberland	3,82 ^a \pm 6,0	3,06 ^a \pm 3,0	4,50 \pm 8,0	42,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Etwas höher liegen die Flächenanteile mittlerer Strauchschichten (0,5 -1,5 m). Die Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats sind nicht signifikant (Tab. 4.27). Trotz signifikantem Analyse-Ergebnis der ANOVA ergeben sich für alle Habitats hinsichtlich der Bezugsräume keine unterscheidbaren Gruppen (Tab. 4.29). Dies ist auch für die besiedelten Habitats der Fall.

Tab. 4.29: Deckungsgrade mittlerer Strauchschichten (S2) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	5,01 ^a \pm 7,7	6,28 ^a \pm 6,1	4,91 \pm 7,9	166,0	n.s.
Kraichgau und NB	1,55 ^a \pm 4,2	2,67 ^a \pm 3,7	1,46 \pm 4,3	115,5	n.s.
Obere Gäue	2,80 ^a \pm 5,0	2,33 ^a \pm 4,4	3,09 \pm 5,4	543,0	n.s.
Oberschwaben	2,77 ^a \pm 5,1	2,52 ^a \pm 3,7	2,85 \pm 5,5	391,0	n.s.
Schwäbische Alb	1,92 ^a \pm 5,1	1,95 ^a \pm 5,1	1,84 \pm 5,2	1021,5	n.s.
Tauberland	4,74 ^a \pm 5,6	3,89 ^a \pm 4,2	5,50 \pm 5,0	37,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Einen deutlich größeren Flächenanteil nehmen dagegen die niedrigen Strauchschichten (< 0,5 m) ein (Tab. 4.27). Über die Hälfte (53,42 %) besiedelter Habitats weisen Anteile an niedrigen Strauchschichten auf. Die Unterschiede in den Strauchschichten zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats sind nicht signifikant (Tab. 4.27). Zwischen den einzelnen Bezugsräumen existieren ebenfalls keinerlei signifikante Unterschiede (Tab. 4.30).

Zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats bestehen nur auf der Schwäbischen Alb signifikante Unterschiede, wobei hier besiedelte *Patches* erhöhte Deckungsgrade aufweisen.

Tab. 4.30: Deckungsgrade niedriger Strauchschichten (S3) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	7,46 ^a \pm 10,0	8,89 ^a \pm 9,6	7,35 \pm 10,1	197,5	n.s.
Kraichgau und NB	7,49 ^a \pm 10,6	12,33 ^a \pm 11,4	7,09 \pm 10,5	116,0	n.s.
Obere Gäue	7,15 ^a \pm 8,2	8,81 ^a \pm 9,2	6,09 \pm 7,3	529,0	n.s.
Oberschwaben	4,04 ^a \pm 8,7	3,13 ^a \pm 5,5	4,33 \pm 9,5	395,5	n.s.
Schwäbische Alb	4,61 ^a \pm 8,0	5,19 ^a \pm 8,1	3,10 \pm 7,6	827,5	*
Tauberland	8,95 ^a \pm 10,1	5,56 ^a \pm 9,2	12,00 \pm 10,3	26,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Vor allem im Albvorland ist der Anteil an allen Strauchschichten in besiedelten Habitats recht hoch (18,89 %). Auch das Kraichgau und Neckarbecken (16,33 %) und das Tauberland (12,51 %) weisen noch hohe Deckungsgrade der Strauchschichten auf. Demgegenüber sind diejenigen der Oberen Gäue (10,53 %) und Oberschwabens (9,80 %) etwas sowie diejenigen der Schwäbischen Alb (8,26 %) deutlich reduziert. Dies lässt sich dadurch erklären, dass in Bezugsräumen mit hohen Deckungsgraden der Strauchschichten vor allem brachliegende und versaumte Halbtrockenrasen besiedelt werden, die ein ungehindertes Wachstum der Strauchschichten erlauben. In den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb dagegen wird die Strauchschicht durch den Beweidungsdruck der Schafe kurz gehalten; in Oberschwaben wird dieser Effekt durch eine unregelmäßige Mulchmäh etwa entlang der Bahnlinien oder an Straßenbegleitflächen erreicht.

4.1.4.12 Deckungsgrad der Krautschicht

Die Deckungsgrade der Krautschicht unterscheiden sich nicht wesentlich zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats und liegen durchschnittlich jeweils bei etwa 84 %. Etwa 65 % von *E. medusa* besiedelter Habitats weisen Deckungsgrade von über 80 % auf. Die restlichen 35 % entfallen auf Deckungsgrade zwischen 60 und 80 %. Bei geringeren Deckungsgraden ist die Art nicht mehr vertreten. Sie besiedelt also primär Habitats mit deckender Krautschicht.

Die Deckungsgrade aller Habitats lassen sich in zwei signifikant unterscheidbare Gruppen einteilen (Tab. 4.31). Demnach sind die Deckungsgrade im Tauberland und im Kraichgau und Neckarbecken signifikant niedriger als in Oberschwaben.

Im Albvorland und in Oberschwaben ist der Deckungsgrad besiedelter Habitats leicht erhöht, was auf den hohen Anteil an Brachen zurück zu führen ist. Die niedrigsten Deckungsgrade der Krautschicht werden dagegen in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb erreicht. Durch die in diesen Bezugsräumen häufig praktizierte Schafbeweidung entstehen partiell lückigere, weniger deckende Krautschichten. Diese Unterschiede sind jedoch nicht als signifikant zu werten.

Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats existieren im Tauberland, wo besetzte *Patches* über erhöhte Deckungsgrade verfügen (Tab. 4.31).

Tab. 4.31: Deckungsgrade der Krautschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	87,23 ^{a, b} \pm 12,3	92,50 ^a \pm 6,9	86,82 \pm 12,6	172,5	n.s.
Kraichgau und NB	82,55 ^{a, b} \pm 13,1	86,00 ^a \pm 7,9	82,27 \pm 13,5	135,0	n.s.
Obere Gäue	80,00 ^a \pm 13,8	81,13 ^a \pm 10,8	79,27 \pm 15,3	607,0	n.s.
Oberschwaben	88,16 ^b \pm 10,5	90,21 ^a \pm 9,0	87,53 \pm 10,9	359,0	n.s.
Schwäbische Alb	83,71 ^{a, b} \pm 10,8	83,27 ^a \pm 9,8	84,88 \pm 13,1	924,0	n.s.
Tauberland	80,00 ^a \pm 10,7	85,00 ^a \pm 11,5	75,50 \pm 8,0	18,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.13 Deckungsgrad der Moosschicht

Die Deckungsgrade der Moosschichten aller Habitate unterscheiden sich nicht signifikant zwischen den Bezugsräumen (Tab. 4.32). Sie unterscheiden sich außerdem nicht wesentlich zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten und liegen durchschnittlich bei jeweils etwa 53 %. *E. medusa* besiedelt jedoch bevorzugt Habitate mit einem hohen Anteil der Moosschicht. Im Tauberland verfügen besiedelte Habitate über signifikant erhöhte Moosschicht-Anteile im Vergleich zu unbesiedelten.

Sehr heterogen sind die Anteile der Moosschicht in besiedelten Habitaten der verschiedenen Bezugsräume. Obwohl die Gesamtanalyse keine Signifikanz anzeigt, weist das Albvorland im Vergleich zum Kraichgau und Neckarbecken signifikant erhöhte Deckungsgrade der Moosschicht auf.

Tendenziell treten hohe Moosschicht-Anteile eher in den besiedelten Habitaten warmer und atlantisch geprägter Klimaräume auf und spielen etwa auf der Schwäbischen Alb nur eine untergeordnete Rolle.

Das Auftreten einer Moosschicht ist jedoch auch von weiteren Parametern (Exposition, Inklination, Nutzung, Deckungsgrade von Krautschicht und Streuschicht) abhängig, die sich wechselseitig beeinflussen.

Tab.: 4.32 Deckungsgrade der Moosschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	60,62 ^a \pm 29,7	81,67 ^b \pm 9,3	58,98 \pm 30,1	120,0	n.s.
Kraichgau und NB	49,15 ^a \pm 34,3	27,33 ^a \pm 39,3	50,94 \pm 33,5	94,0	n.s.
Obere Gäue	62,27 ^a \pm 30,0	61,26 ^{a, b} \pm 30,1	62,91 \pm 30,2	593,0	n.s.
Oberschwaben	52,89 ^a \pm 34,3	57,40 ^{a, b} \pm 25,4	51,51 \pm 36,7	396,0	n.s.
Schwäbische Alb	46,62 ^a \pm 35,3	48,42 ^{a, b} \pm 34,7	41,09 \pm 37,0	991,0	n.s.
Tauberland	45,00 ^a \pm 25,8	64,44 ^{a, b} \pm 21,6	27,50 \pm 14,2	8,0	**

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.14 Deckungsgrad der Streuschicht

Die Deckungsgrade der Streuschicht unterscheiden sich höchst signifikant zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ($p < 0,001$). Während der Deckungsgrad besiedelter Habitate bei durchschnittlich 63,48 % liegt, weisen unbesiedelte nur einen Deckungsgrad von 39,94 % auf (Abb. 4.12).

56,16 % besiedelter Habitate verfügen über eine Streuschicht, die mehr als 60 % der Gesamtdeckung ausmacht.

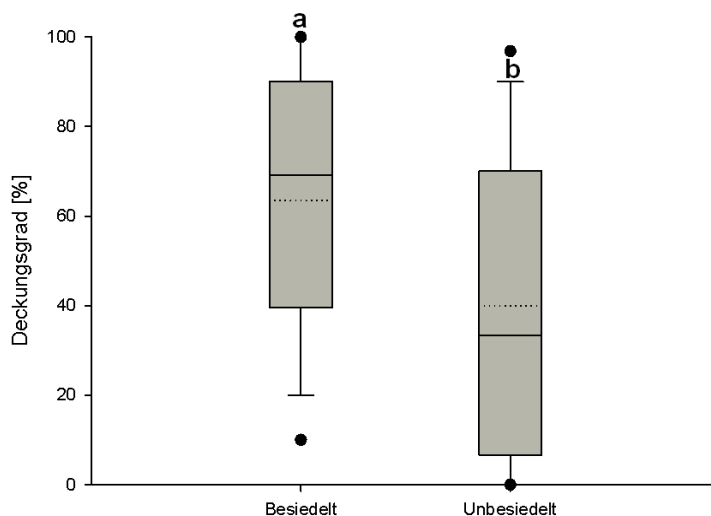


Abb. 4.12: Deckungsgrad der Streuschicht in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate verfügen über signifikant höhere Deckungsgrade als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Kleinbuchstaben (a, b) bezeichnen unterschiedliche Signifikanzniveaus nach Mann-Whitney U Test ($p < 0,001$), die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Die Deckungsgrade der Streuschicht lassen sich in zwei signifikant unterscheidbare Gruppen einteilen (Tab. 4.33). Hierbei verfügt das Kraichgau und Neckarbecken über signifikant verringerte Streuschicht-Anteile im Vergleich zu allen anderen Bezugsräumen mit Ausnahme des Albvorlandes.

In allen Bezugsräumen existieren signifikante Unterschiede im Deckungsgrad der Streuschicht zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Am stärksten ausgeprägt ist dieser Unterschied auf der Schwäbischen Alb. In besiedelten Habitaten bestehen keine signifikanten Unterschiede im Deckungsgrad der Streuschicht zwischen den verschiedenen Bezugsräumen.

Tab. 4.33: Deckungsgrade der Streuschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	47,67 ^{a, b} \pm 36,7	86,67 ^a \pm 12,9	44,63 \pm 36,2	77,5	**
Kraichgau und NB	25,78 ^a \pm 30,0	59,33 ^a \pm 36,2	23,03 \pm 28,1	57,5	*
Obere Gäue	47,93 ^b \pm 34,1	57,51 ^a \pm 30,7	41,83 \pm 35,1	426,0	*
Oberschwaben	60,47 ^b \pm 30,9	78,33 ^a \pm 20,3	54,97 \pm 31,7	232,5	**
Schwäbische Alb	50,67 ^b \pm 33,6	58,53 ^a \pm 30,4	30,09 \pm 33,5	570,0	***
Tauberland	54,21 ^b \pm 28,7	70,56 ^a \pm 22,3	39,50 \pm 26,4	18,0	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.15 Anteil an Offenbodenstellen

Offenbodenstellen sind in von *E. medusa* besiedelten Habitaten im Vergleich zu unbesiedelten signifikant reduziert (Tab. 4.34). Diese Unterschiede sind primär durch den hohen Anteil an und die Verteilung von Rohbodenstellen bedingt, während für die anderen Parameter (Ameisenhaufen, Grus, Steine, Fels) keine signifikanten Unterschiede zwischen besetzten und unbesetzten *Patches* festgestellt werden können.

Tab. 4.34: Anteile der Offenbodenstellen in besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Der Parameter „Offenboden“ ist die Summe aus allen anderen in dieser Tabelle dargestellten Parameter.

Parameter	Besiedelt \pm SD	Unbesiedelt \pm SD	Mann Whitney U	P
Offenboden Deckung [%]	3,46 \pm 5,5	6,07 \pm 8,1	15817,0	***
Rohboden Deckung [%]	2,32 \pm 4,3	4,86 \pm 7,1	15174,5	***
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,57 \pm 1,6	0,71 \pm 2,7	20086,5	n.s.
Grus Deckung [%]	0,33 \pm 1,5	0,20 \pm 1,4	19767,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0,14 \pm 0,8	0,12 \pm 1,0	19970,5	n.s.
Fels Deckung [%]	0,14 \pm 0,8	0,14 \pm 0,8	20188,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Offenbodenstellen sind insgesamt im Tauberland gegenüber den anderen Bezugsräumen (bis auf das Kraichgau und Neckarbecken und Obere Gäue) signifikant erhöht (Tab. 4.35).

Da das Auftreten von *E. medusa* mit erhöhten Streuschicht-Anteilen wahrscheinlicher wird, nehmen dementsprechend die Offenbodenstellen ab. 50,68 % der besiedelten Habitate weisen keinerlei Anteile an Offenbodenstellen auf, 47,26 % nur geringere Anteile zwischen 1 und 20 % und lediglich 2,05 % höhere Anteile zwischen 21 und 40 %.

Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten bestehen im Albvorland, auf der Schwäbischen Alb und im Tauberland, wobei jeweils der Anteil der Offenbodenstellen in unbesiedelten *Patches* erhöht ist (Tab. 4.35).

Im Tauberland ist dies auf die häufig extreme Inklination der Hänge und die daraus resultierende Lückigkeit der Krautschicht zurück zu führen. Diese Habitate werden von *E. medusa* meist gemieden. Auf der Schwäbischen Alb führt partiell ein hoher Beweidungsdruck durch Schafe zu vermehrtem Auftreten von Offenbodenstellen. Auch diese Habitate werden tendenziell von der Art gemieden. Extrem reduziert sind die Offenbodenanteile dagegen in besiedelten Habitaten im Albvorland. Dies ist durch das flächige Vorhandensein von Kraut- und Streuschicht in ungenutzten Brachen zu erklären.

In besiedelten Habitaten existieren keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Bezugsräumen.

Tab. 4.35: Anteil an Offenbodenstellen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	3,92 ^a \pm 7,3	0 ^a \pm 0	4,23 \pm 7,5	114,0	*
Kraichgau und NB	7,05 ^{a, b} \pm 8,0	1,67 ^{a, c} \pm 2,4	7,49 \pm 8,1	73,5	n.s.
Obere Gäue	6,54 ^{a, b} \pm 7,6	6,31 ^a \pm 6,7	6,69 \pm 8,1	603,5	n.s.
Oberschwaben	4,24 ^a \pm 5,4	2,92 ^a \pm 4,4	4,65 \pm 5,7	338,5	n.s.
Schwäbische Alb	4,03 ^a \pm 7,6	2,87 ^a \pm 4,9	7,07 \pm 11,7	845,5	*
Tauberland	9,74 ^b \pm 9,1	5,50 ^a \pm 7,6	13,00 \pm 7,2	19,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben: Signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [*]); besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume.

4.1.4.16 Deckungsgrad der Wirtspflanzen (*Festuca ovina/rubra* agg.)

Der Deckungsgrad der Wirtspflanzen liegt durchschnittlich bei besiedelten Habitaten signifikant höher ($p = 0,026$). 5,69 % der Meterquadrate sind durchschnittlich von einer oder beiden Wirtspflanzen-Arten besiedelt. Bei unbesiedelten Habitaten liegt dieser Wert bei 4,79 %. *E. medusa* ist zwar auf ein Vorhandensein (es existieren keine *medusa*-Fundorte ohne Vorkommen der Wirtspflanzen) von mindestens einer der *Festuca*-Arten am Standort angewiesen, aufgrund der weiten Verbreitung und Häufigkeit der Wirtspflanzen sind diese jedoch kein limitierender Faktor für das Vorkommen der Art.

Die Bezugsräume lassen sich hinsichtlich der Deckungsgrade der Wirtspflanzen in zwei Gruppen einteilen (Tab. 4.36). Demnach sind die Deckungsgrade in den Oberen Gäuen signifikant höher als im Albvorland, auf der Schwäbischen Alb und im Tauberland.

Extrem hohe Werte erreicht der Deckungsgrad der Wirtspflanzen in den besiedelten Habitaten des Kraichgaus und Neckarbeckens (29,47 %). Dieser hohe Wert ist auf die geringe Anzahl besiedelter Habitate zurück zu führen. Hier und auf der Schwäbischen Alb sind die Deckungsgrade in besiedelten Habitaten höchst signifikant erhöht. Signifikante Unterschiede bestehen außerdem im Albvorland und im Tauberland, wo jeweils ebenfalls höhere Deckungsgrade der Wirtspflanzen in besiedelten Habitaten vorliegen.

In besiedelten Habitaten weisen lediglich die wenigen *Patches* des Kraichgaus und Neckarbeckens signifikante Unterschiede zu den anderen Bezugsräumen auf.

Tab. 4.36: Deckungsgrade der Wirtspflanzen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	4,19 ^a \pm 4,3	5,67 ^a \pm 2,2	4,07 \pm 4,4	105,0	*
Kraichgau und NB	6,47 ^{a, b} \pm 8,7	29,47 ^b \pm 12,0	4,59 \pm 5,0	4,0	***
Obere Gäue	8,49 ^b \pm 9,5	7,26 ^a \pm 6,9	9,27 \pm 10,8	570,5	n.s.
Oberschwaben	4,98 ^{a, b} \pm 6,5	6,08 ^a \pm 7,0	4,64 \pm 6,4	306,5	n.s.
Schwäbische Alb	3,05 ^a \pm 3,3	3,52 ^a \pm 3,7	1,83 \pm 1,5	499,0	***
Tauberland	4,07 ^a \pm 3,2	5,67 ^a \pm 4,0	2,63 \pm 1,2	18,0	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.4.17 Potentielle Sonnenscheindauer

Die durchschnittlichen, täglichen (potentiellen) Sonnenscheindauern (im Juni) besiedelter und unbesiedelter Habitate unterscheiden sich ebenfalls nicht signifikant voneinander. Sie liegen bei besiedelten Habitaten bei durchschnittlich 10,1 h und bei unbesiedelten bei 10,2 h. Von *E. medusa* besiedelte Habitate weisen minimal eine Besonnungsdauer von 8,4 h/d und maximal 11,4 h/d auf (Tab. 4.37).

Tab. 4.37: Potentielle Sonnenscheindauer im Juni in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitaten (n = 424).

	Sonnenscheindauer [h] \pm SD	min. Sonnenscheindauer [h]	max. Sonnenscheindauer [h]
Besiedelt	10,1 \pm 1	8,4	11,4
Unbesiedelt	10,2 \pm 1	7,8	12,2

Zwischen den einzelnen Bezugsräumen existieren ebenfalls nur geringfügige Unterschiede in der Dauer der durchschnittlichen Sonnenscheindauer im Juni (Tab. 4.38). Leicht reduziert ist die Besonnungsdauer besiedelter Habitate im Albvorland. Hier findet sich auch das am längsten beschattete, besiedelte

Habitat (8,4 h). Hohe Besonnungszeiten werden dagegen im Kraichgau und Neckarbecken, in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb erreicht. Auf der Schwäbischen Alb befindet sich auch das besiedelte Habitat, das am längsten der Besonnung ausgesetzt ist (11,4 h).

Tab. 4.38: Potentielle Sonnenscheindauer in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	10,0 ^a \pm 1	9,7 ^a \pm 1	10,0 \pm 1	171,5	n.s.
Kraichgau und NB	10,3 ^a \pm 1	10,2 ^a \pm 1	10,3 \pm 1	134,5	n.s.
Obere Gäue	10,1 ^a \pm 1	10,2 ^a \pm 1	10,1 \pm 1	613,5	n.s.
Oberschwaben	10,1 ^a \pm 0	10,0 ^a \pm 0	10,1 \pm 0	360,5	n.s.
Schwäbische Alb	10,2 ^a \pm 1	10,2 ^a \pm 0	10,2 \pm 1	1085,5	n.s.
Tauberland	10,3 ^a \pm 1	10,0 ^a \pm 1	10,6 \pm 1	23,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

In der Folge wird nun auf die jeweiligen Besonderheiten der Bezugsräume eingegangen und die jeweils entscheidenden Parameter für ein Vorkommen von *E. medusa* dargestellt.

4.1.4.18 Albvorland

Charakteristisch für besiedelte Habitate im Albvorland sind großflächige *Patches*, die über signifikant erhöhte Anteile an niedrigeren Baumschichten (B2), Streuschicht und Wirtspflanzen verfügen, bei gleichzeitig reduzierten Deckungsgraden von Offenboden/Rohboden (Tab. 4.39).

Tab. 4.39: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches* im Albvorland. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen der Parameter zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 6)	Unbesiedelt (n = 77)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	473,5 \pm 37,2	445,09 \pm 58,7	140,5	n.s.
Flächengröße [ha]	9,68 \pm 11,3	3,88 \pm 5,9	91,0	*
Konnektivität [km]	1,01 \pm 0,5	1,69 \pm 0,9	123,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	210,83 \pm 63,5	198,51 \pm 93,5	219,0	n.s.
Inklination [°]	21,41 \pm 14,1	15,22 \pm 11,7	165,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	9,72 \pm 0,7	9,97 \pm 0,6	171,5	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	36,11 \pm 3,8	36,84 \pm 9,1	209,0	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	0 \pm 0	1,54 \pm 9,0	216,0	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	3,61 \pm 2,5	1,82 \pm 5,4	92,0	***
Strauchschicht 1 Deckung [%]	3,72 \pm 4,9	3,13 \pm 6,4	190,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	6,28 \pm 6,1	4,91 \pm 7,9	166,0	n.s.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 6)	Unbesiedelt (n = 77)		
Strauchschicht 3 Deckung [%]	8,89 \pm 9,6	7,35 \pm 10,1	197,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	92,50 \pm 6,9	86,82 \pm 12,6	172,5	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	81,67 \pm 9,3	58,98 \pm 30,1	120,0	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	86,67 \pm 12,9	44,63 \pm 36,2	77,5	**
Offenboden Deckung [%]	0 \pm 0	4,23 \pm 7,5	114,0	*
Rohboden Deckung [%]	0 \pm 0	3,10 \pm 5,2	126,0	*
Ameisenhaufen Deckung [%]	0 \pm 0	0,93 \pm 4,4	201,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0 \pm 0	0,06 \pm 0,6	228,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0,13 \pm 1,	228,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	231,0	n.s.
<i>Festuca</i> spp. Deckung [%]	5,67 \pm 2,2	4,07 \pm 4,4	105,0	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Südexpositionen sind gegenüber dem Erwartungswert ebenso verhältnismäßig häufiger besiedelt wie Brachen von Halbtrockenrasen (Tab. 4.40).

Tab. 4.40: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate im Albvorland, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ergeben sich für die Gesamtanalyse nicht.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							0,00	9	n.s.
N	0	0	0,2	7	9,09	-0,7			n.s.
NO	0	0	-0,4	2	2,60	0,1			n.s.
O	0	0	-0,4	2	2,60	0,1			n.s.
SO	0	0	-0,7	7	9,09	0,2			n.s.
S	4	66,67	2,1	16	20,78	-0,6			*
SW	0	0	-1,0	15	19,48	0,3			n.s.
W	1	16,67	1,3	3	3,90	-0,4			n.s.
NW	1	16,67	0,3	9	11,69	-0,1			n.s.
eben	0	0	-1,0	13	16,88	0,3			n.s.
Kuppe	0	0	-0,5	3	3,90	0,1			n.s.
Habitattyp							9,81	5	n.s.
Volltrockenrasen	0	0	-	0	0	-			-
Halbtrockenrasen	0	0	-1,2	20	25,97	0,3			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	5	83,33	2,5	19	24,68	-0,7			*
Magerwiesen	1	16,67	-0,4	19	24,68	0,1			n.s.
Mesophile Wiesen	0	0	-0,5	4	5,19	0,2			n.s.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Brachen ohne HTR-Elemente	0	0	-1,0	13	16,88	0,3			n.s.
Feuchtwiesen	0	0	-0,4	2	2,60	0,1			n.s.
Brachen von Feuchtstandorten	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							2,33	3	n.s.
Brache	4	66,67	0,8	33	42,86	-0,2			n.s.
Schafweide	1	16,67	0,6	7	9,09	-0,2			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0	-	0	0	-			-
Mahd 1	1	16,67	-0,8	30	38,96	0,2			n.s.
Mahd 2	0	0	-0,7	7	9,09	0,2			n.s.

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Da im Albvorland aktuell nur noch wenige Vorkommen bekannt sind, sollen die in die Untersuchungen eingeflossenen, besiedelten hier detailliert aufgeführt werden (Tab. 4.41):

Vorkommen 1: Halbtrockenrasen-Brache östlich Holzgerlingen (MTB 7320)

Vorkommen 2: Halbtrockenrasen-Brache nördlich Ammerbuch-Entringen (MTB 7419)

Vorkommen 3: Halbtrockenrasen-Brache nördlich Breitenholz (MTB 7419)

Vorkommen 4: Halbtrockenrasen-Brache östlich Breitenholz (MTB 7419)

Vorkommen 5: Mesophile Magerwiese im NSG Katzenbachtal östlich Rottenburg-Dettingen (MTB 7519)

Vorkommen 6: Halbtrockenrasen-Brache im NSG Rappenberghalde östlich Rottenburg-Weiler (MTB 7519)

Tab. 4.41: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der sechs noch bekannten, besiedelten Habitate im Albvorland.

Vorkommen	Habitattyp	Höhenlage [m NN]	Flächengröße [ha]	Konnektivität [km]	Exposition	Inklination [°]	Nutzung
1	3	466	5,21	1,49	S	12,8	Brache
2	3	430	32,12	0,48	NW	20,34	Brache
3	3	472	2,67	0,55	S	43,03	Brache
4	3	517	2,28	0,58	S	33,55	Brache
5	4	439	6,45	1,46	W	6,78	Mahd 1
6	3	517	9,38	1,52	S	11,94	Schafweide

Legende: Habitattyp 1 = Volltrockenrasen, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = magere, extensiv genutzte Wiesen (Salbei-Glatthaferwiesen), 5 = mesophile Wiesen (Mittleres Grünland), 6 = Böschungen und Brachen ohne Elemente von Halbtrockenrasen, 7 = Feuchtwiese/Streuwiese/Niedermoor, 8 = Brachen von Feucht- und Streuwiesen.

Beim Bezugsraum Albvorland handelt es sich um eine aktuell nur noch dünn von *E. medusa* besiedelte Region, deren besiedelte Habitate vornehmlich brachliegende, großflächige und gut verknüpfte Halbtrockenrasen in recht steiler, jedoch eingensischter Südhanglage sind. Die Mikrohabitate weisen hohe Deckungsgrade niedriger Strauchschichten sowie der Kraut-, Moos- und Streuschichten bei nicht mehr vorhandenen Offenbodenanteilen und einem durchschnittlichen Wirtspflanzen-Anteil auf. Die Anzahl der Sonnenstunden im Juni ist leicht reduziert.



Abb. 4.13: Von *E. medusa* besiedelte Habitate im Albvorland.

Oben links: Magerbrache bei Ammerbuch-Entringen (MTB 7419). Am Schönbuch-Südwesthang existiert noch eine kleine Metapopulation von *E. medusa*. Hierzu gehört auch diese magere, streureiche Streuobstwiesenbrache in Nordwestexposition. *E. medusa* tritt hier regelmäßig zusammen mit *Melitaea cinxia* auf.

Oben rechts: Streuobstwiesenbrache bei Holzgerlingen (MTB 7320). Das letzte individuenarme Vorkommen von *E. medusa* in dieser Region des Albvorlandes besiedelt diese streureiche und magere Streuobstwiesenbrache in Südexposition. Die Art fliegt hier zusammen mit *Boloria dia*.

Unten links: NSG Katzenbachtal bei Rottenburg-Dettingen (MTB 7519). Magere, extensiv genutzte und bereichsweise mesophile Salbei-Glatthaferwiese. *E. medusa* konnte im hintersten Winkel der Wiese in wenigen Exemplaren festgestellt werden.

Unten rechts: NSG Rappenberghalde bei Rottenburg-Weiler (MTB 7519). Das NSG Rappenberghalde wird in großen Teilen schafbeweidet, in diesen Bereichen ist *E. medusa* nur sehr selten anzutreffen. Im hintersten Bereich jedoch existiert eine größere, streureiche Brachefläche, die von den Schafen anscheinend nur in mehrjährigen Abständen befressen wird. Hier ist *E. medusa* regelmäßig zusammen wiederum mit *Melitaea cinxia* anzutreffen.

4.1.4.19 Kraichgau und Neckarbecken

Charakteristisch für besiedelte Habitate im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken sind am südlichen Rand des Bezugsraums gelegene, wenig hängige *Patches*, die signifikant erhöhte Anteile an Streuschicht und Wirtspflanzen, bei verringerten Rohbodenanteilen aufweisen und sich in vergleichsweise großer Höhenlage befinden (Tab. 4.42).

Tab. 4.42: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches* im Kraichgau und Neckarbecken. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen der Parameter zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 5)	Unbesiedelt (n = 61)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	450,60 \pm 11,8	285,59 \pm 81,2	13,0	***
Flächengröße [ha]	3,55 \pm 3,3	4,21 \pm 7,3	139,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,38 \pm 0,1	1,61 \pm 0,8	122,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	135,00 \pm 106,6	209,02 \pm 73,6	80,5	n.s.
Inklination [°]	7,44 \pm 5,3	16,43 \pm 11,0	68,0	*
Sonnenscheindauer [h]	10,16 \pm 0,6	10,26 \pm 0,8	134,5	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	51,33 \pm 6,1	42,65 \pm 11,5	74,5	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	0 \pm 0	0,98 \pm 3,2	137,5	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	0 \pm 0	0,66 \pm 3,6	147,5	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	1,33 \pm 3,0	1,67 \pm 5,2	143,5	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	2,67 \pm 3,7	1,46 \pm 4,3	115,5	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	12,33 \pm 11,4	7,09 \pm 10,5	116,0	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	86,00 \pm 7,9	82,27 \pm 13,5	135,0	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	27,33 \pm 39,3	50,94 \pm 33,6	94,0	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	59,33 \pm 36,2	23,03 \pm 28,1	57,5	*
Offenboden Deckung [%]	1,67 \pm 2,4	7,49 \pm 8,1	73,5	n.s.
Rohboden Deckung [%]	1,00 \pm 2,2	5,96 \pm 7,1	69,5	*
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,67 \pm 1,5	0,66 \pm 1,6	148,5	n.s.
Grus Deckung [%]	0 \pm 0	0,33 \pm 1,2	140,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0,25 \pm 1,4	147,5	n.s.
Fels Deckung [%]	0 \pm 0	0,30 \pm 1,2	142,5	n.s.
<i>Festuca</i> spp. Deckung [%]	29,47 \pm 12,0	4,59 \pm 5,0	4,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * P \leq 0,05, ** P \leq 0,01, *** P \leq 0,001, n.s. = nicht signifikant.

Kuppen sind gegenüber dem Erwartungswert ebenso häufiger besiedelt wie Schafweiden (Tab. 4.43).

Tab. 4.43: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitats im Kraichgau und Neckarbecken, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats ergeben sich für die Gesamtanalyse nicht.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							0,00	8	n.s.
N	0	0	-0,4	2	3,29	0,1			n.s.
NO	0	0	-0,3	1	1,64	0,1			n.s.
O	0	0	-0,5	3	4,92	0,1			n.s.
SO	0	0	-	0	0	-			-
S	1	20,00	-0,6	22	36,07	0,2			n.s.
SW	0	0	-1,0	14	22,95	0,3			n.s.
W	0	0	-0,8	8	13,11	0,2			n.s.
NW	0	0	-0,4	2	3,29	0,1			n.s.
eben	1	20,00	0,6	6	9,84	-0,2			n.s.
Kuppe	3	60,00	3,8	3	4,92	-1,1			*
Habitattyp							3,7	4	n.s.
Volltrockenrasen	0	0	-0,6	4	6,56	0,2			n.s.
Halbtrockenrasen	2	40	-0,6	37	60,66	0,2			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	1	20	0,4	8	13,11	-0,1			n.s.
Magerwiesen	1	20	0,2	10	16,39	-0,1			n.s.
Mesophile Wiesen	0	0	-	0	0	-			-
Brachen ohne HTR-Elemente	1	20	1,6	2	3,28	-0,5			n.s.
Feuchtwiesen	0	0	-	0	0	-			-
Brachen von Feuchtstandorten	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							8,93	4	n.s.
Brache	0	0	-1,3	21	34,43	0,4			n.s.
Schafweide	4	80	2,4	13	21,31	-0,7			*
Pferde-/Kuhweide	0	0	-0,4	2	3,28	0,1			n.s.
Mahd 1	1	20	-0,8	-0,2	24,59	0,1			n.s.
Mahd 2	0	0	-0,9	15	24,59	0,2			n.s.

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Ähnlich wie im Albvorland sind auch im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken aktuell nur noch wenige Vorkommen bekannt, weshalb die in die Untersuchungen eingeflossenen hier detailliert beschrieben werden sollen (Tab. 4.44):

Vorkommen 1: Halbtrockenrasen-Brache nord-östlich Heimsheim (MTB 7119)

Vorkommen 2: Halbtrockenrasen nördlich Heimsheim (MTB 7119)

Vorkommen 3: Verkehrsbegleitflächen östlich Friolzheim (MTB 7119)

Vorkommen 4: Salbei-Glatthaferwiese süd-östlich Mönsheim (MTB 7119)

Vorkommen 5: Halbtrockenrasen süd-östlich Mönsheim (MTB 7119)

Tab. 4.44: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der fünf noch bekannten, besiedelten Habitats im Kraichgau und Neckarbecken.

Vorkommen	Habitattyp	Höhenlage [m NN]	Flächengröße [ha]	Konnektivität [km]	Exposition	Inklination [°]	Nutzung
1	2	445	4,36	1,50	Kuppe	5,22	Schafweide
2	2	469	8,65	1,17	Kuppe	5,03	Schafweide
3	6	447	0,62	1,42	eben	1,79	Mahd 1
4	4	454	0,56	1,50	S	9,77	Schafweide
5	3	438	3,58	1,33	Kuppe	15,38	Schafweide

Legende: Habitattyp 1 = Volltrockenrasen, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = magere, extensiv genutzte Wiesen (Salbei-Glatthaferwiesen), 5 = mesophile Wiesen (Mittleres Grünland), 6 = Böschungen und Brachen ohne Elemente von Halbtrockenrasen, 7 = Feuchtwiese/Streuwiese/Niedermoor, 8 = Brachen von Feucht- und Streuwiesen.

Der Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken wird in weiten Bereichen aktuell nicht mehr von *E. medusa* besiedelt. Allein in der südlichen Grenzregion zu den Oberen Gäuen (Heckengäu) existieren noch wenige Populationen. Diese siedeln hauptsächlich auf extensiv beweideten, mittelgroßen und mäßig gut verknüpften Halbtrockenrasen, die meist auf leicht geneigten Kuppen zu finden sind. Die Mikrohabitate sind geprägt von hohen Anteilen niedriger Strauchschichten, durchschnittlichen Anteilen der Streuschicht und nur geringen Anteilen der Moosschicht. Sehr häufig sind die Wirtspflanzen (*Festuca* spp.) in den besiedelten Habitats zu finden. Die durchschnittliche Sonnenscheindauer ist recht hoch. Aufgrund der geringen Anzahl (n = 5) besiedelter Habitats dürfen diese Ergebnisse nicht überinterpretiert werden.

4.1.4.20 Obere Gäue

Besiedelte Habitats in den Oberen Gäuen sind charakterisiert durch signifikant erhöhte Deckungsgrade der Streuschicht und dem Fehlen höherer Strauchschichten (S1) (Tab. 4.45).

Tab. 4.45: Übersicht über die in den untersuchten Habitats erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches in den Oberen Gäuen. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen der Parameter zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 28)	Unbesiedelt (n = 44)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	483,64 ± 88,3	451,98 ± 34,2	502,0	n.s.
Flächengröße [ha]	6,84 ± 14,3	3,09 ± 4,0	551,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,27 ± 0,7	1,45 ± 0,6	474,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	178,93 ± 92,5	183,75 ± 98,5	608,5	n.s.
Inklination [°]	11,82 ± 9,2	10,61 ± 8,8	573,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	10,16 ± 0,5	10,13 ± 0,7	613,5	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	36,61 ± 8,5	36,78 ± 9,5	615,0	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	0 ± 0	0,76 ± 3,8	588,0	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	1,25 ± 5,7	1,89 ± 7,2	615,0	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	0 ± 0	3,15 ± 7,4	476,0	**
Strauchschicht 2 Deckung [%]	2,33 ± 4,4	3,09 ± 5,4	543,0	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	8,81 ± 9,2	6,09 ± 7,3	529,0	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	81,13 ± 10,8	79,27 ± 15,4	607,0	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	61,26 ± 30,1	62,91 ± 30,2	593,0	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	57,51 ± 30,7	41,83 ± 35,1	426,0	*
Offenboden Deckung [%]	6,31 ± 6,7	6,67 ± 8,1	603,5	n.s.
Rohboden Deckung [%]	5,06 ± 6,7	5,02 ± 7,9	581,5	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,48 ± 1,4	0,96 ± 1,9	511,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0,06 ± 0,3	0,04 ± 0,3	608,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0,36 ± 1,1	0,19 ± 1,0	578,5	n.s.
Fels Deckung [%]	0,36 ± 1,1	0,27 ± 1,2	580,5	n.s.
<i>Festuca</i> spp. Deckung [%]	7,26 ± 6,9	9,27 ± 10,8	570,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Alle Daten zu Exposition, Habitattyp und Nutzung entsprechen den Erwartungswerten, es existieren keine signifikanten Unterschiede (Tab. 4.46).

Tab. 4.46: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate in den Oberen Gäuen, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ergeben sich für die Gesamtanalyse nicht.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							0	9	n.s.
N	2	7,14	0	3	6,82	0			n.s.
NO	1	3,57	-0,2	2	4,55	0,1			n.s.
O	2	7,14	0,4	2	4,55	-0,3			n.s.
SO	1	3,57	-0,7	4	9,09	0,5			n.s.
S	5	17,86	-0,3	10	22,73	0,3			n.s.
SW	5	17,86	0,3	6	13,64	-0,3			n.s.
W	3	10,71	0,4	3	6,82	-0,3			n.s.
NW	1	3,57	-0,4	3	6,82	0,4			n.s.
eben	7	25,00	0	11	25,00	0			n.s.
Kuppe	1	3,57	1,0	0	0	-0,8			n.s.
Habitattyp							2,22	5	n.s.
Volltrockenrasen	0	0		0	0				
Halbtrockenrasen	15	53,57	0,4	20	45,45	-0,3			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	5	17,86	-0,3	10	22,73	0,3			n.s.
Magerwiesen	5	17,86	0,6	5	11,36	-0,4			n.s.
Mesophile Wiesen	0	0	-0,6	1	2,27	0,5			n.s.
Brachen ohne HTR-Elemente	2	7,14	-0,4	5	11,36	0,3			n.s.
Feuchtwiesen	0	0		0	0				
Brachen von Feuchtstandorten	1	3,57	-0,4	3	6,82	0,4			n.s.
Nutzung							0	4	n.s.
Brache	13	46,43	0	20	45,45	0			n.s.
Schafweide	10	35,71	0,2	14	31,82	-0,2			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0	-0,6	1	2,27	0,5			n.s.
Mahd 1	4	14,29	-0,1	7	15,91	0,1			n.s.
Mahd 2	1	3,57	-0,2	2	5,54	0,1			n.s.

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Im Bezugsraum Obere Gäue entwickelt *E. medusa* sowohl im Süd- als auch im besser untersuchten Nordteil (Heckengäu) ausgeprägte Metapopulationsstrukturen. Bei den genutzten Habitaten handelt es sich meist um extensiv schafbeweidete Halbtrockenrasen mit Bracheanteilen, die recht großflächig und gut verknüpft sind (Abb. 4.14). Die Art besiedelt hier jegliche Expositionen, die Habitate sind häufig hängig. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch hohe Anteile niedriger Strauchschichten (Schlehensukzession) und niedrige Deckungsgrade von Kraut- und Streuschicht bei hohen Offenbodenanteilen aus. Dies ist auf die regional noch regelmäßig praktizierte Schafbeweidung zurückzuführen. Die durchschnittliche Sonnenscheindauer liegt im oberen Bereich.



Abb. 4.14: Von *E. medusa* besiedelte Habitate in den Oberen Gäuen.

Oben links: Deponie Rauhensee bei Sindelfingen (MTB 7319). Die ehemalige, rekultivierte Deponie verfügt über magere und streureiche Bracheflächen, die jedoch aktuell akut von Sukzession bedroht sind. In diesem isolierten Habitat fliegen alljährlich wenige Falter von *E. medusa*.

Oben rechts: Bahndamm bei Herrenberg-Haslach (MTB 7419). Streureicher und magerer Bahndamm in Ostexposition im Grenzgebiet der Oberen Gäue zum Albvorland. *E. medusa* fliegt hier regelmäßig zusammen mit dem Östlichen Scheckenfalter (*Melitaea britomartis*).

Unten links: Magerbrache bei Schafhausen (MTB 7219). Sehr typisches Habitat für *E. medusa* in den Oberen Gäuen. Ehemals schafbeweidete, momentan brachliegende Fläche mit streureichen, mageren Bereichen und Schlehensukzession. *E. medusa* kann hier häufig angetroffen werden.

Unten rechts: Feuchtbrache bei Pfohren (MTB 8017). Extrem streureiche und magere Feuchtbrache mit anmoorigen Bereichen. In diesem Habitat ist *Festuca ovina* regelmäßig an bodentrockenen Stellen anzutreffen und dementsprechend auch *E. medusa*, die hier zusammen mit dem Blauschillernden Feuerfalter (*Lycaena helle*) fliegt.

4.1.4.21 Oberschwaben

Charakteristisch für besiedelte Habitate in Oberschwaben sind signifikant erhöhte Deckungsgrade höherer Strauchschichten (S1), der Streuschicht und der Wirtspflanzen (Tab. 4.47).

Tab. 4.47: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches* in Oberschwaben. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen der Parameter zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 16)	Unbesiedelt (n = 52)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	632,63 \pm 44,6	588,40 \pm 87,2	280,0	n.s.
Flächengröße [ha]	2,92 \pm 3,4	6,72 \pm 11,8	347,5	n.s.
Konnektivität [km]	1,65 \pm 0,5	2,04 \pm 1,0	342,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	116,88 \pm 110,9	114,33 \pm 99,8	413,0	n.s.
Inklination [°]	7,67 \pm 6,9	6,19 \pm 7,1	332,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	10,03 \pm 0,4	10,15 \pm 0,4	360,5	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	36,35 \pm 7,3	37,44 \pm 10,1	399,5	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	416,0	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	1,21 \pm 3,3	1,25 \pm 5,3	398,5	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	4,17 \pm 10,8	1,35 \pm 4,7	331,0	*
Strauchschicht 2 Deckung [%]	2,52 \pm 3,7	2,85 \pm 5,5	391,0	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	3,13 \pm 5,5	4,33 \pm 9,5	395,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	90,21 \pm 9,0	87,53 \pm 10,9	359,0	n.s.
Mooschicht Deckung [%]	57,40 \pm 25,4	51,51 \pm 36,7	396,0	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	78,33 \pm 20,3	55,00 \pm 31,7	232,5	**
Offenboden Deckung [%]	2,92 \pm 4,4	4,65 \pm 5,7	338,5	n.s.
Rohboden Deckung [%]	2,08 \pm 3,0	4,01 \pm 5,1	334,5	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,21 \pm 0,8	0,16 \pm 0,8	406,5	n.s.
Grus Deckung [%]	0,31 \pm 1,3	0,48 \pm 2,9	406,5	n.s.
Steine Deckung [%]	0,31 \pm 1,3	0 \pm 0	390,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	416,0	n.s.
<i>Festuca</i> spp. Deckung [%]	6,08 \pm 7,0	4,64 \pm 6,4	306,5	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Alle Daten zu Exposition, Habitattyp und Nutzung entsprechen den Erwartungswerten, es existieren keine signifikanten Unterschiede (Tab. 4.48).

Tab. 4.48: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate in Oberschwaben, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ergeben sich für die Gesamtanalyse nicht.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							0,00	7	n.s.
N	0	0	-	0	0	-			-
NO	1	6,25	1,6	0	0	-0,9			n.s.
O	0	0	-0,7	2	3,85	0,4			n.s.
SO	2	12,50	1,1	2	3,85	-0,6			n.s.
S	4	25,00	0	10	19,23	0			n.s.
SW	1	6,25	-0,5	6	11,54	0,3			n.s.
W	2	12,50	1,1	2	3,85	-0,6			n.s.
NW	0	0	-	0	0	-			-
eben	6	37,50	-0,8	30	57,69	0,5			n.s.
Kuppe	1	6,25	1,6	0	0	-0,9			n.s.
Habitattyp							0	5	n.s.
Volltrockenrasen	0	0	-	0	0	-			-
Halbtrockenrasen	3	18,75	0	10	19,23	0			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	4	25	0,7	8	15,38	-0,4			n.s.
Magerwiesen	1	6,25	0,1	3	5,77	0			n.s.
Mesophile Wiesen	0	0	-	0	0	-			-
Brachen ohne HTR-Elemente	7	43,75	1,8	8	15,38	-1,0			n.s.
Feuchtwiesen	1	6,25	-1,7	19	37	0,9			n.s.
Brachen von Feuchtstandorten	0	0	-1,0	4	7,69	0,5			n.s.
Nutzung							5,28	3	n.s.
Brache	13	81,25	1,3	26	50	-0,7			n.s.
Schafweide	0	0	-	0	0	-			-
Pferde-/Kuhweide	0	0	-0,7	2	3,85	0,4			n.s.
Mahd 1	2	12,5	-1,4	20	38,46	0,8			n.s.
Mahd 2	1	6,25	-0,2	4	7,69	0,1			n.s.

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Im Bezugsraum Oberschwaben ist *E. medusa* nur noch regional im Grenzgebiet zur Schwäbischen Alb, im Hegau und im Westallgäuer Hügelland anzutreffen und muss mittlerweile als selten gelten. Im nördlichen Teil ist *E. medusa* bevorzugt auf Halbtrockenrasen und deren Brachen anzutreffen, im Südteil besiedelt die Art Böschungen, Verkehrsbegleitflächen und aufgelassene Kiesgruben (Abb. 4.15). Die besiedelten Habitate sind meist entweder südexponiert oder eben, mittelgroß und schlecht verknüpft. Fast alle *Patches* liegen brach oder werden in mehrjährigen Abständen gemulcht. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch geringe Anteile an Strauchschichten sowie hohe Deckungsgrade von Kraut- und Streuschichten bei niedrigen Offenbodenanteilen aus. Die Besonnungsdauer ist durchschnittlich.



Abb. 4.15: Von *E. medusa* besiedelte Habitate in Oberschwaben.

Oben links: NSG Hohenhewen bei Welschingen (MTB 8118). Magere, extensiv genutzte und mäßig streureiche Salbei-Glatthaferwiesen im Übergang zum Halbtrockenrasen. Hier ist *E. medusa* spärlich zusammen mit *Melitaea parthenoides* anzutreffen.

Oben rechts: Kiesgrube bei Leutkirch i. A. (MTB 8126). Extrem streu- und *Festuca*-reiche, eher mesophile Magerbrache in einer aufgelassenen Kiesgrube im Westallgäuer Hügelland. Trotz eigentlich idealer Habitatvoraussetzungen fliegt *E. medusa* nur spärlich, andere Tagfalterarten sind ebenfalls selten.

Mitte links: Industriebrache bei Pfullendorf (MTB 8021). Ebenfalls extrem streureiche und magere Industriebrache. Neben *E. medusa* sind hier kaum andere Tagfalterarten zu finden.

Mitte rechts: Verkehrsnebenfläche bei Wangen i. A. (MTB 8225). Mesophile, mäßig streureiche Verkehrsbegleitfläche mit angrenzenden Böschungen am Bahndamm. In Oberschwaben ein mittlerweile sehr typisches Habitat von *E. medusa*, die hier regelmäßig angetroffen werden kann.

Unten links: NSG Hauwiesen bei Welschingen (MTB 8118). Magere, extensiv genutzte und mäßig streureiche Feuchtwiese. Es handelt sich beim NSG Hauwiesen um das einzige derzeit noch bekannte Vorkommen im Feuchtbereich in Oberschwaben. In derartigen Habitaten war *E. medusa* ehemals regelmäßig anzutreffen, am Fundort gelang lediglich der Nachweis eines Exemplars.

Unten rechts: Verkehrsnebenfläche bei Leutkirch i. A. (MTB 8126). Magere und streuarmer bis lückiger Verkehrsnebenfläche an der Autobahn A 96. *E. medusa* flog hier in wenigen Exemplaren. Das Habitat ist aufgrund seiner Streuarmut recht untypisch für oberschwäbische Fundorte.

4.1.4.22 Schwäbische Alb

Besiedelte *Patches* auf der Schwäbischen Alb liegen in größerer Höhenlage, sind wenig hanggeneigt und weisen signifikant erhöhte Deckungsgrade niedriger Strauchschichten (S3), der Streuschicht und der Wirtspflanzen, bei gleichzeitig signifikant verringerten Anteilen von Offenboden/Rohboden auf (Tab. 4.49).

Tab. 4.49: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches* auf der Schwäbischen Alb. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen der Parameter zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 29)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	746,66 \pm 43,2	690,21 \pm 83,7	646,5	***
Flächengröße [ha]	8,70 \pm 12,8	6,25 \pm 7,7	948,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,48 \pm 0,6	1,39 \pm 0,7	922,0	n.s.
Klima				
Exposition [°]	170,00 \pm 99,5	164,31 \pm 98,9	1091,0	n.s.
Inklination [°]	9,57 \pm 11,8	13,92 \pm 13,3	771,0	*
Sonnenscheindauer [h]	10,20 \pm 0,5	10,17 \pm 0,7	1085,5	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	33,03 \pm 6,6	32,07 \pm 11,4	991,5	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	0,22 \pm 1,9	0 \pm 0	1087,5	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	2,64 \pm 10,4	0 \pm 0	986,0	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	1,12 \pm 3,0	2,07 \pm 6,4	1073,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	1,95 \pm 5,1	1,84 \pm 5,2	1021,5	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	5,19 \pm 8,1	3,10 \pm 7,6	827,5	*
Krautschicht Deckung [%]	83,27 \pm 9,8	84,88 \pm 13,1	924,0	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	48,42 \pm 34,7	41,90 \pm 37,0	991,0	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	58,53 \pm 30,4	30,09 \pm 33,5	570,0	***
Offenboden Deckung [%]	2,87 \pm 4,9	7,07 \pm 11,7	845,5	*
Rohboden Deckung [%]	1,71 \pm 3,4	6,78 \pm 11,7	744,5	**
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,77 \pm 1,9	0,17 \pm 0,9	940,5	n.s.
Grus Deckung [%]	0,33 \pm 1,6	0 \pm 0	1044,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	1102,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0,13 \pm 0,8	0,12 \pm 0,6	1094,0	n.s.
<i>Festuca</i> spp. Deckung [%]	3,52 \pm 3,7	1,83 \pm 1,5	499,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * P \leq 0,05, ** P \leq 0,01, *** P \leq 0,001, n.s. = nicht signifikant.

Gegenüber dem Erwartungswert sind die Anteile besiedelter Habitats in Kuh- und Pferdeweiden sowie in zwei- mehrschürigen Wiesen (Mahd 2) signifikant reduziert (Tab. 4.50).

Tab. 4.50: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate auf der Schwäbischen Alb, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ergeben sich für die Nutzung.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							10,55	9	n.s.
N	3	3,95	0,1	1	3,45	-0,1			n.s.
NO	2	2,63	-0,5	2	6,90	0,9			n.s.
O	2	2,63	0,9	2	6,90	-0,5			n.s.
SO	8	10,53	0,6	1	3,45	-0,9			n.s.
S	6	7,89	-0,7	5	17,24	1,1			n.s.
SW	9	11,84	-0,8	7	24,14	1,2			n.s.
W	3	3,95	0,1	1	3,45	-0,1			n.s.
NW	1	1,32	-0,4	1	3,45	0,6			n.s.
eben	33	43,42	0,9	6	20,69	-1,5			n.s.
Kuppe	9	11,84	0,1	3	10,34	-0,2			n.s.
Habitattyp							7,19	6	n.s.
Volltrockenrasen	0	0	-	0	0	-			-
Halbtrockenrasen	45	59,21	-0,4	21	72,41	0,6			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	22	28,95	0,9	3	10,34	-1,5			n.s.
Magerwiesen	5	6,58	0	2	6,9	0			n.s.
Mesophile Wiesen	0	0	-0,9	1	3,45	1			n.s.
Brachen ohne HTR-Elemente	2	2,63	-0,1	1	3,45	0,2			n.s.
Feuchtwiesen	1	1,32	0,3	0	37	-0,5			n.s.
Brachen von Feuchtstandorten	1	1,32	-0,4	1	3,45	0,6			n.s.
Nutzung							30,09	4	***
Brache	40	52,63	1,2	6	20,69	-1,9			n.s.
Schafweide	20	26,32	0,6	4	13,79	-1,0			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0	-2,1	6	20,69	3,4			*
Mahd 1	15	19,74	-0,6	9	31,03	0,9			n.s.
Mahd 2	1	1,32	-1,4	4	13,79	2,2			*

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2).

Der Bezugsraum Schwäbische Alb stellt das wichtigste Verbreitungszentrum von *E. medusa* in Baden-Württemberg dar. Hier bildet die Art Metapopulationen aus, die sowohl auf Halbtrockenrasen und deren Brachen als auch auf extensiv bewirtschafteten Wiesen siedeln (Abb. 4.16). Die besiedelten Habitate sind mittelgroß, mäßig gut verknüpft und liegen häufig eben. Sie werden entweder schafbeweidet, liegen brach oder werden einmal jährlich gemäht. Die Mikrohabitate sind geprägt von durchweg geringen Anteilen an Strauchschichten, Kraut- und Streuschichtdeckungsgraden sowie Wirtspflanzenvorkommen.



Abb. 4.16: Von *E. medusa* genutzte Habitate auf der Schwäbischen Alb.

Oben links: NSG Kraftstein bei Mahlstetten (MTB 7919). Eher mesophile, leicht eutrophe und streureiche Brache am Rande schafbeweideter Wacholderheiden. Hier ist *E. medusa* im Mai/Juni einer der häufigsten Falter. Zur Reproduktion wird vor allem die abgebildete Brache genutzt. Die Wacholderheiden dienen vornehmlich als Nektarhabitate.

Oben rechts: Mesophile Brache bei Inneringen (MTB 7921). Mesophile, eutrophe und sehr streureiche Brache, die auf einer ehemaligen Deponie entstanden ist. Hier ist *E. medusa* sehr zahlreich anzutreffen, außerdem reproduziert hier *Polyommatus eumedon* an *Geranium pratense*.

Mitte links: NSG Filsenberg bei Öschingen (MTB 7520). Großflächiger und magerer Einmähder am Rande der Schwäbischen Alb. Neben den extensiv genutzten Wiesenflächen existieren auch wenige streureiche Brachen an Kuppen und Böschungen. *E. medusa* fliegt hier in mehreren hundert Exemplaren zusammen mit *Argynnis niobe*.

Mitte rechts: NSG Schopflocher Moor bei Schopfloch (MTB 7423). Streureiche und bereichsweise magere Feuchtbrache mit Vorkommen von *Festuca ovina*. *E. medusa* ist hier regelmäßig anzutreffen. In *Polygonum bistorta*-Brachen fliegt *Boloria eunomia*.

Unten links: Talwiesen bei Mühlheim a. d. Donau (MTB 7919). Einschürige, extensiv genutzte Magerwiesen am Waldsaum. *E. medusa* fliegt hier zusammen mit *Parnassius mnemosyne*.

Unten rechts: NSG Hülenbuchwiesen bei Meßstetten-Tieringen (MTB 7719). Magere, extensiv genutzte Bergwiesen, die eher streuarm sind. *E. medusa* ist hier regelmäßig anzutreffen.

4.1.4.23 Tauberland

Charakteristisch für besiedelte Habitate im Tauberland sind vor allem die signifikant erhöhten Deckungsgrade von niedrigen Baumschichten (B2), Kraut-, Moos- und Streuschichten sowie der Wirtspflanzen. Signifikant reduziert sind Offenbodenanteile (Rohboden und Ameisenhaufen) (Tab. 4.51).

Tab. 4.51: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches* im Tauberland. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen der Parameter zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 9)	Unbesiedelt (n = 10)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	293,00 ± 39,3	308,20 ± 45,6	35,0	n.s.
Flächengröße [ha]	14,34 ± 15,3	6,06 ± 3,3	40,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,61 ± 0,5	1,49 ± 0,7	36,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	187,22 ± 48,0	207,5 ± 44,4	36,0	n.s.
Inklination [°]	24,07 ± 9,4	21,91 ± 9,1	42,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	9,99 ± 0,8	10,64 ± 0,7	23,0	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	32,50 ± 10,3	33,89 ± 7,9	40,5	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	0 ± 0	0 ± 0	45,0	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	3,33 ± 2,5	0,50 ± 1,6	19,5	*
Strauchschicht 1 Deckung [%]	3,06 ± 3,0	4,50 ± 8,0	42,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	3,89 ± 4,2	5,50 ± 5,0	37,0	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	5,56 ± 9,2	12,00 ± 10,3	26,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	85,00 ± 11,5	75,50 ± 8,0	18,5	*
Mooschicht Deckung [%]	64,44 ± 21,6	27,50 ± 14,2	8,0	**
Streuschicht Deckung [%]	70,56 ± 22,3	39,50 ± 36,4	18,0	*
Offenboden Deckung [%]	5,50 ± 7,6	13,00 ± 7,2	19,5	*
Rohboden Deckung [%]	3,11 ± 2,4	9,37 ± 4,6	12,5	**
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,56 ± 1,7	3,13 ± 3,4	23,0	*
Grus Deckung [%]	1,89 ± 3,5	0,50 ± 1,6	34,5	n.s.
Steine Deckung [%]	0,56 ± 1,7	0 ± 0	40,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0 ± 0	0 ± 0	45,0	n.s.
<i>Festuca</i> spp. Deckung [%]	5,67 ± 4,0	2,63 ± 1,2	18,000	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * P \leq 0,05, ** P \leq 0,01, *** P \leq 0,001, n.s. = nicht signifikant.

Alle Daten zu Exposition, Habitattyp und Nutzung entsprechen den Erwartungswerten, es existieren keine signifikanten Unterschiede (Tab. 4.52).

Tab. 4.52: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate im Tauberland, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ergeben sich für die Nutzung.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							6,20	4	n.s.
N	0	0	-	0	0	-			-
NO	0	0	-	0	0	-			-
O	1	11,11	-0,7	0	0	0,8			n.s.
SO	0	0	-	0	0	-			-
S	1	11,11	-1,3	6	60,00	1,2			n.s.
SW	4	44,44	0,7	2	20,00	-0,7			n.s.
W	2	22,22	0,1	2	20,00	-0,1			n.s.
NW	0	0	-	0	0	-			-
eben	1	11,11	0,8	0	0	-0,7			n.s.
Kuppe	0	0	-	0	0	-			-
Habitattyp							0,90	2	n.s.
Volltrockenrasen	0	0	-	0	0	-			-
Halbtrockenrasen	3	33,33	-0,2	4	40,00	0,2			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	5	55,56	0,1	5	50,00	-0,1			n.s.
Magerwiesen	1	11,11	0,1	1	10,00	-0,1			n.s.
Mesophile Wiesen	0	0	-	0	0	-			-
Brachen ohne HTR-Elemente	0	0	-	0	0	-			-
Feuchtwiesen	0	0	-	0	0	-			-
Brachen von Feuchtstandorten	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							1,23	2	n.s.
Brache	7	77,78	0,3	6	60	-0,3			n.s.
Schafweide	0	0	-0,7	1	10	0,7			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0		0	0				
Mahd 1	2	22,22	-0,2	3	30	0,2			n.s.
Mahd 2	0	0		0	0				

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Der Bezugsraum Tauberland beherbergt trotz eines gut verknüpften Netzes aus großflächigen gut geeigneten Habitaten nur noch wenige und individuenarme Populationen von *E. medusa*. Die Art besiedelt hier bevorzugt Halbtrockenrasen und deren Brachen, jedoch auch magere, eher frische Wiesen (Abb. 4.17). Die besiedelten Habitate sind mittelgroß, mäßig gut verknüpft, mehrheitlich südwest- bis westexponiert und häufig sehr steil. Die Larvalhabitate befinden sich dagegen regelmäßig am Grunde der Hänge und sind deshalb oft kaum hanggeneigt. Die Halbtrockenrasen liegen häufig brach, während die Wiesen extensiv genutzt werden. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch recht hohe Anteile von Kraut-, Moos- und Streuschichten bei ebenfalls hohen Offenbodenanteilen aus. Die Deckungsgrade der

Strauchschichten und der Wirtspflanzen sind als durchschnittlich zu werten. Die Sonnenscheindauer ist in besiedelten Habitaten durchschnittlich, allgemein jedoch hoch.



Abb. 4.17: Von *E. medusa* genutzte Habitats im Tauberland.

Oben links: NSG Seilingsberg bei Gerlachsheim (MTB 6424). Links des Weges erstrecken sich die mit Obstbäumen bestandenen Halbtrockenrasen-Hänge. Rechts des Weges dagegen befindet sich eine magere, streureiche Brache, die als Larvalhabitat dient. *E. medusa* ist vermehrt auf der Brache anzutreffen, fliegt aber zumindest zur Nektaraufnahme auch an den Hangbereichen.

Oben rechts: NSG Langenfeld bei Königheim (MTB 6323). In diesem xerothermen und südexponierten Halbtrockenrasen-Hang konnte nur ein Exemplar von *E. medusa* am unteren saumreichen und etwas mesophileren Bereich festgestellt werden. Die Art zieht sich im Bezugsraum Tauberland deutlich aus derartigen Habitats zurück.

Unten links: Burglade bei Beckstein (MTB 6424). Eher mesophiler, mit Obstbäumen bestandener Wiesenhang, der nur extensiv genutzt wird. Der Hang ist stark eingemischt, die Mikrohabitate durch die extensive Mahd streureich. *E. medusa* war hier in wenigen Exemplaren anzutreffen.

Unten rechts: NSG Besselberg bei Grünsfeld (MTB 6324). Sehr großflächige, extensiv genutzte und streureiche Streuobst-Hänge, die vor allem im unteren Bereich eher als mesophil einzustufen sind. *E. medusa* ist in diesem Habitat noch recht zahlreich anzutreffen.

4.1.5 Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitate (Hypothesen 3, 5)

4.1.5.1 Wirtspflanzen

Die Wahl der Wirtspflanzen ist im Falle von *E. medusa* recht eindeutig geklärt. Verschiedene Veröffentlichungen zählen regelmäßig dieselben Wirtspflanzen auf (Tab. 4.53). Sehr gut belegt sind vor allem die beiden Schwingel-Arten *Festuca rubra* und *Festuca ovina*, doch auch für *Bromus erectus* existieren mittlerweile einige Freilandbeobachtungen. Diese Wahl der Wirtspflanzen ist auch bereits für Baden-Württemberg belegt (EBERT & RENNWALD 1991b).

Tab. 4.53: Für *E. medusa* im Freiland belegte Wirtspflanzen und die jeweilige Nachweisregion.

Wirtspflanze/Quelle	Region
<i>Festuca ovina</i> agg. ^{1, 2, 6, 7, 8, 9}	Mitteleuropa (Deutschland), Alpenregion
<i>Festuca rubra</i> agg. ^{2, 3, 4, 5, 6, 7, 8}	Mitteleuropa (Deutschland, Frankreich), Alpenregion
<i>Bromus erectus</i> ^{1, 5, 7, 8, 9}	Mitteleuropa (Deutschland), Alpenregion
<i>Phalaris arundinacea</i> ⁹	Mitteleuropa (Deutschland)

Legende: 1 = EBERT & RENNWALD (1991b), 2 = FARTMANN (2004), 3 = LAFRANCHIS (2000), 4 = REINHARDT et al. 2007, 5 = SBN (1987), 6 = SCHMITT (1993), 7 = SONDEREGGER (2005), 8 = TOLMAN & LEWINGTON (1998), 9 = WAGNER (schriftl.).

4.1.5.2 Eiablage-, Larval- und Mikrohabitat

Im Laufe der Untersuchungen konnten Eiablagen von *E. medusa* regelmäßig und in verschiedenen Regionen beobachtet werden. Auf der Schwäbischen Alb wurde außerdem im Herbst und Winter nach den Larvalstadien gesucht und diese auch im Mikrohabitat nachgewiesen.

Eiablageplätze und Larvalhabitate gleichen sich dabei weitgehend in den verschiedenen Regionen Baden-Württembergs. *E. medusa* bevorzugt eindeutig magere und streureiche Brachebereiche, die sich häufig am Rande extensiv genutzter Flächen oder entlang von Säumen und Böschungen befinden. Seltener werden einzelne Eier auch an schütterten Stellen inmitten genutzter Bereiche (Weiden und Wiesen) abgelegt. Dies liegt wahrscheinlich innerhalb der natürlichen Variationsbreite der Art, deren Wirtspflanzen (*Festuca* spp.) ebenfalls sowohl in der Fläche als auch randlich zu finden sind.

Insgesamt konnte in Baden-Württemberg in 17 Fällen die Eiablage, schlüpfende Falter oder Larvalstadien beobachtet werden (Tab. 4.54).

Tab. 4.54: In der vorliegenden Arbeit vorgenommene Eiablage-Beobachtungen von *E. medusa* in Baden-Württemberg.

Nr.	Bezugsraum	MTB	Lokalität	Datum	Art der Beobachtung	Eiablage-/ Schlupfsubstrat
1	Albvorland	7320	Holzgerlingen, Schönberg	06.05.11	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
2	Albvorland	7419	Ammerbuch-Entringen, Härensloch	29.05.10	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
3	Albvorland	7519	Rottenburg-Weiler, NSG Rappenberghalde	27.05.10	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
4	Keuperwaldberge	6924	Schwäbisch Hall, Altspöck	18.05.11	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
5	Kraichgau und NB	7119	Heimsheim, Dickenberg	20.05.09	Falterschlupe	Brache mit <i>Festuca ovina</i>
6	Kraichgau und NB	7119	Friolzheim, Verkehrsnebenfläche	20.05.09	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
7	Obere Gäue	7319	Böblingen, Deponie Rauensee	06.05.11	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
8	Obere Gäue	7319	Sindelfingen-Darmsheim, Verkehrsnebenfläche	06.05.11	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
9	Obere Gäue	7319	Sindelfingen-Darmsheim, Löchletal	12.05.09	Eiablage	Labkraut (<i>Galium spec.</i>) neben <i>Festuca ovina</i>
10	Oberschwaben	8021	Pfullendorf, Industriebrache	05.06.10	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
11	Oberschwaben	8118	Welschingen, NSG Hohenhewen	25.05.10	Eiablage	<i>Festuca rubra</i>
12	Oberschwaben	8126	Leutkirch i. A., Kiesgrube	11.05.11	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
13	Schwäbische Alb	7423	Schopfloch, NSG Schopflocher Moor	23.05.11, 05.11.11	Eiablage, Larvalstadien	<i>Festuca ovina</i>
14	Schwäbische Alb	7721	Neufra, Magerbrache	05.06.09	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
15	Schwäbische Alb	7919	Mahlstetten, NSG Kraftstein	10.06.10	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>
16	Tauberland	6424	Grünsfeld, NSG Seilingsberg	04.05.11	Eiablage	<i>Festuca ovina</i> (verdorrt)
17	Tauberland	6424	Lauda-Königshofen, FND Muckenwinkel	04.05.11	Eiablage	<i>Festuca ovina</i>

Mehrheitlich handelte es sich bei den Eiablageorten um Brachen (58,82 %), es konnten jedoch auch Schafweiden (23,52 %), mehrjährige Brachen (11,76 %) und in einem Fall eine einschürige Wiese (5,88 %) als Eiablageplätze bestätigt werden (Tab. 4.55). Auffällig ist, dass in fast zwei Drittel der Fälle (64,71 %) die Eiablage auf ebener Fläche stattfand. Allerdings wurden auch Südexpositionen (23,53 %) sowie in zwei Fällen (11,76 %) Nordwestexpositionen belegt. Durch die große Anzahl an (fast) ebenen Flächen beträgt die durchschnittliche Inklination der Habitate nur 6,17 ° bei einer potentiellen Sonnenscheindauer im Juni von 9,9 h. Beide Werte liegen deutlich unter denjenigen besiedelter Habitate (11,45 °; 10,1 h). Dies weist darauf hin, dass die besiedelbaren Larvalhabitate nochmals enger gefasst werden müssen als die Imaginalhabitate, die durch die Flugaktivität der Falter auch suboptimale

Bereiche umfassen können.

Tab. 4.55: Abiotische Parameter der Habitate mit Beobachtungen von Eiablage, Schlupf von Imagines oder Larvalstadien.

Nr.	Habitattyp	Nutzung	Exposition	Inklination [°]	Sonnenscheindauer [h]
1	Verbrachter Streuobstwiesenhang	Brache	S	12,80	9,3
2	Verbrachter Streuobstwiesenhang	Brache	N-W	20,34	8,4
3	Verbrachter Halbtrockenrasen	Schafweide	S	11,94	10,3
4	Magerbrache im Wald	Brache	eben	0,48	8,6
5	Versaumter Halbtrockenrasen	Schafweide	N-W	5,22	10,1
6	Verkehrsnebenfläche	Jährliche Mulchmahd	eben	1,79	9,2
7	Magerbrache im Wald	Brache	eben	1,04	9,8
8	Verkehrsnebenfläche	Jährliche Mulchmahd	eben	1,67	10,2
9	Halbtrockenrasen	Schafweide	S	17,46	10,5
10	Industriebrache	Brache	eben	3,40	10,2
11	Salbei-Glatthaferwiese mit Übergängen zum Halbtrockenrasen	Mahd 1	S-O	24,57	10,7
12	Magerbrache	Brache	eben	0,67	10,5
13	Feuchtbrache	Brache	eben	1,21	10,4
14	Halbtrockenrasen-Brache	Brache	eben	0,00	10,5
15	versaumter Halbtrockenrasen	Schafweide	eben	0,37	10,2
16	Magerbrache	Brache	eben	1,22	9,4
17	Magerbrache	Brache	eben	0,67	9,6
MW				6,17	9,9

Legende: MW = Mittelwert.

Baumschichten (0,59 %) spielen an den Eiablageplätzen keine Rolle, Strauchschichten sind immerhin mit 12,35 % vertreten (Tab. 4.56). Auffällig sind vor allem die hohen Deckungsgrade von Kraut- (88,33 %) und Streuschichten (84,51 %). Die Moosschicht erreicht nur durchschnittliche Werte von 52,65 %. Dies ist dadurch zu erklären, dass bei fast komplett deckender Streuschicht häufig keine Moosschicht (wahrscheinlich aufgrund von Lichtmangel) mehr vorhanden ist. Die Offenbodenanteile (2,35 %) sind ebenfalls aufgrund der hohen Deckungsgrade der Streuschicht stark reduziert. Die Wirtspflanzen bedecken durchschnittlich knapp 10 % der Quadratmeterflächen am Eiablageort.

Das weitgehende Fehlen höherer Baum- und Strauchschichten ermöglicht eine lange potentielle Besonnungsdauer und damit einhergehend eine gewisse Wärmegunst. Einer Austrocknung wirken die hohen Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschichten entgegen, die ein feucht-frisches Milieu entstehen lassen.

Tab. 4.56: Deckungsgrade der verschiedenen Vegetationsschichten in Habitaten mit Beobachtungen von Eiablage, Schlupf von Imagines oder Larvalstadien. Alle Angaben in %.

Nr.	Baumschichten	Strauchschichten	Krautschicht	Moosschicht	Streuschicht	Offenboden	Wirtspflanze
1	3,33	7,33	100	85	100	0	6,67
2	1,67	8,33	90	80	95	0	9
3	5	52,33	85	90	85	0	3,67
4	0	25	100	40	100	0	6,67
5	0	31,67	86,67	0	96,67	3,33	12,33
6	0	0	73,33	33,33	90	0	40
7	0	15	85	70	60	6,67	3,67
8	0	0	91,67	6,67	93,33	3,33	6,67
9	0	13,33	63,33	80	21,67	11,67	0,67
10	0	12	100	55	100	0	6,67
11	0	0	85	45	35	5	2,33
12	0	0	100	35	100	0	25
13	5	0	70	80	85	5	10
14	0	0	81,67	50	100	0	1,67
15	0	40	100	25	85	0	5
16	0	5	90	60	90	5	15
17	0	0	100	60	100	0	6,67
MW	0,59	12,35	88,33	52,65	84,51	2,35	9,51

Legende: MW = Mittelwert.

Als idealisiertes Schema eines charakteristischen Eiablageortes und Larvalhabitats von *E. medusa* soll folgende Abbildung dienen (Abb. 4.18). Sie beruht auf einer Eiablage-Beobachtung im Albvorland (Ammerbuch-Entringen).

In der Folge werden nun einige Eiablageplätze und belegte Larvalhabitate aus Baden-Württemberg vorgestellt.

Abb. 4.19 zeigt eine Eiablagestelle von *E. medusa* im Albvorland bei Ammerbuch-Entringen (MTB 7419) am Schönbuch-Südwesthang. Hier klebte ein Weibchen von *E. medusa* am 29.05.2010 um die Mittagszeit ein einzelnes Ei an den apikalen Bereich eines Blattes von *Festuca ovina*. Der Eiablageort zeichnet sich durch extremen Streureichtum aus, der durch fehlende Nutzung begründet ist. Das Habitat ist nordwestexponiert, relativ stark geneigt und erhält nur durchschnittlich 8,4 Sonnenstunden im Juni. Dieses Larvalhabitat ist auch im Schema in Abb. 4.18 dargestellt.

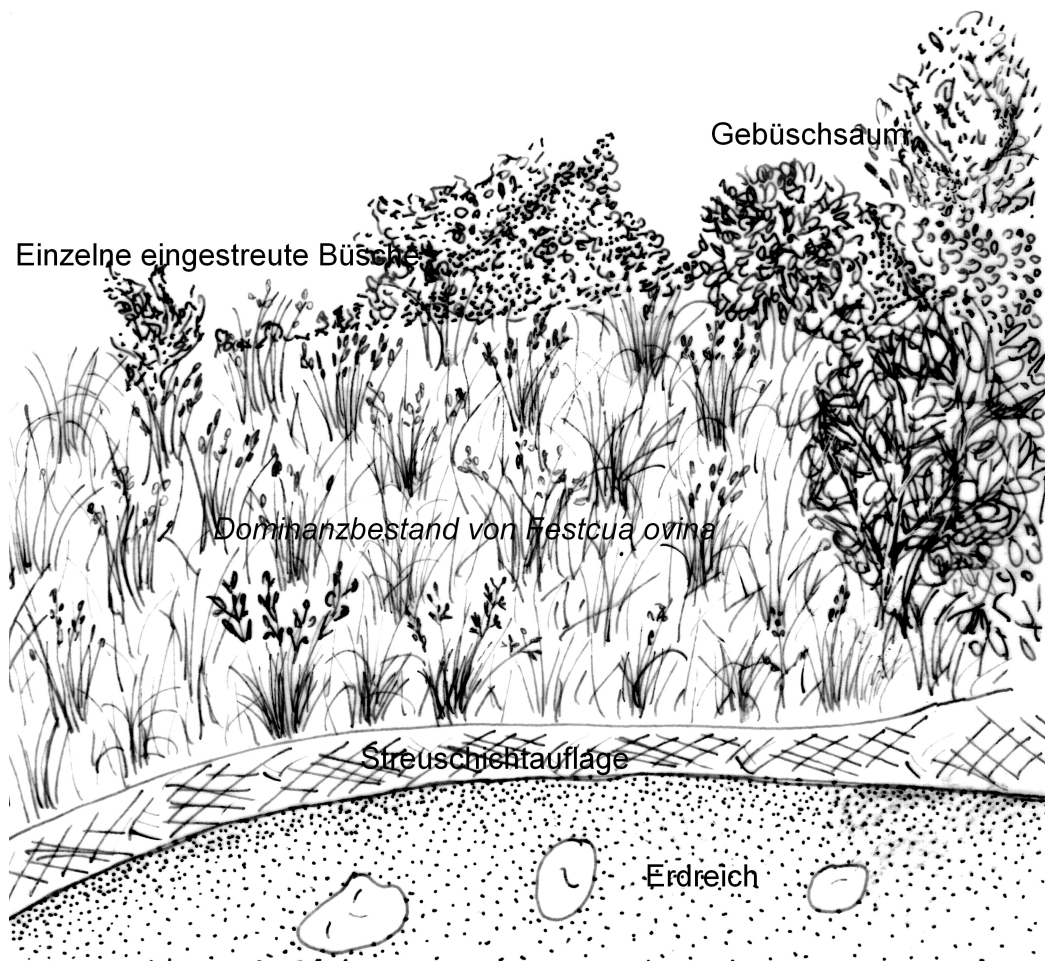


Abb. 4.18: Schema eines charakteristischen Eiablage- und Larvalhabitats von *E. medusa*. Die magere und streureiche Brache ist durchsetzt von zahlreichen Horsten der Wirtspflanze *Festuca ovina*. Vereinzelte Schlehenbüsche weisen auf den brachen Charakter der Fläche hin. Beschattende größere Bäume fehlen, Saumbereiche aus Gebüsch bieten Windschutz und erlauben ein geschütztes Mikroklima.



Abb. 4.19: Eiablageplatz und potentielles Larvalhabitat von *E. medusa* im Albvorland.

Im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken konnte bei Heimsheim (MTB 7119) am 20.05.2009 der Schlupf eines Weibchens von *E. medusa* beobachtet werden (Abb. 4.20). Es kann also davon ausgegangen werden, dass sich die Larve im unmittelbaren Umfeld des Schlupfhabitats entwickelt hat. Bei dieser Stelle handelt es sich um einen mageren, streureichen Saumbereich am Rande eines extensiv schafbeweideten Halbtrockenrasens. Das Habitat ist eben gelegen und erhält durchschnittlich 10,2 Sonnenstunden im Juni.



Abb. 4.20: Schlupfhabitat von *E. medusa* im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken. In der Bildmitte ist der frisch geschlüpfte Falter zu erkennen.

Auf der Schwäbischen Alb konnte bei Neufra (MTB 7721) am 05.06.2009 die Eiablage von *E. medusa* in einer Brache am Straßenrand beobachtet werden (Abb. 4.21). Auch diese Stelle zeichnet sich neben extremem Streureichtum durch Magerkeit aus. Das Habitat liegt eben und ist dementsprechend kaum geneigt, es erhält im Juni durchschnittlich 10,5 h Besonnung.



Abb. 4.21: Eiablagestelle von *E. medusa* auf der Schwäbischen Alb. Die linke Abbildung zeigt einen detaillierten Ausschnitt der Eiablagestelle, im rechten Bild ist das Habitat als Ganzes abgebildet.

Ebenfalls auf der Schwäbischen Alb konnte bei Schopfloch (MTB 7423) im Feuchthabitat am 23.05.2011 die Eiablage von *E. medusa* beobachtet werden (Abb. 4.22). Die Eiablagestelle zeichnet sich durch extremen Streureichtum, Magerkeit und das Vorhandensein von *Festuca ovina* im Feuchtbereich aus. Das Gesamthabitat ist in Abb. 4.16 zu sehen.



Abb. 4.22: Eiablagestelle von *E. medusa* im Feuchthabitat auf der Schwäbischen Alb.

In Oberschwaben konnte die Eiablage von *E. medusa* am 11.05.2011 bei Leutkirch i. A. (MTB 8126) in einer aufgelassenen Kiesgrube beobachtet werden (Abb. 4.23). Auch dieses Habitat zeichnet sich durch hohe Deckungsgrade der Kraut- und Strauchschicht sowie durch häufiges Auftreten der Wirtspflanze *Festuca ovina* aus. Die Sonnenscheindauer beträgt im Juni 10,5 h. Das gesamte Habitat ist in Abb. 4.15 zu sehen.



Abb. 4.23: Eiablagestelle von *E. medusa* in einer Kiesgrube in Oberschwaben.

Im Tauberland wurde die Eiablage von *E. medusa* ebenfalls in einer streureichen Magerbrache bei Lauda-Königshofen (MTB 6424) am 04.05.2011 beobachtet (Abb. 4.24). Das Habitat ist am Grund eines südexponierten Halbtrockenrasens gelegen und deshalb fast eben. Es erhält 9,6 Sonnenstunden im Juni.



Abb. 4.24: Eiablagestelle von *E. medusa* im Tauberland. Im linken Bildausschnitt ist ein detaillierter Einblick in das Larvalhabitat dargestellt. Das rechte Bild zeigt das FND Muckenwinkel, das in großen Teilen nicht von *E. medusa* als Entwicklungshabitat genutzt wird. Allein im unteren Abschnitt (im Bild links hinten) befindet sich die im linken Foto abgebildete Magerbrache, die von *E. medusa* zur Eiablage genutzt werden kann.

4.1.6 Klimakammerversuche zum Einfluss winterlicher Temperaturen auf die Larvalstadien (Hypothese 4)

4.1.6.1 Mortalitätsraten

Die Larvalstadien wurden unter drei unterschiedlichen Klimaszenarien überwintert. Es wurde erwartet, dass die Mortalität im Klimaszenario „Frostwechsel“ am höchsten und im Szenario „Kalte Winter“, das als Kontrolle diente, am niedrigsten ist. Allgemein war die Überlebensrate während des Winters 2010/2011 (63 %) deutlich niedriger als im Winter 2011/2012 (76 %). Dies ist wahrscheinlich auf verbesserte Versuchsanordnungen im zweiten Jahr zurückzuführen, die es ermöglichten, die Verfügbarkeit von strukturell geeignetem Substrat und von Wirtspflanzen sowie den Zugang zu Wasser zu optimieren.

Im Szenario „Frostwechsel“ überlebten im ersten Versuchsjahr nur 50 % und im zweiten Jahr ebenfalls nur 60 % der Larvalstadien (Tab. 4.57). Insgesamt betrug also die Überlebensrate 55 % und die Mortalitätsrate 45 %. Eine deutlich höhere Überlebensrate war dagegen im Szenario „Warme Winter“ zu beobachten. Insgesamt lag sie bei immerhin 70 %. Wie zu erwarten war, lag die Mortalität im Szenario „Kalte Winter“ signifikant am niedrigsten, sie betrug hier durchschnittlich nur 16 %. Die Unterschiede zwischen den drei Szenarien sind also deutlich feststellbar und legen eine Beeinflussung der Mortalitätsraten der Larvalstadien durch die Wintertemperaturen nahe.

Im Winter 2011/2012 wurde außerdem im Szenario „Kalte Winter“ ein weiterer Versuch ohne Streuschicht im Behältnis durchgeführt (Tab. 4.57). Die Mortalität war hier im Vergleich zur Kontrolle signifikant um 27 % erhöht, was deutlich den Einfluss der Streuschicht als Isolator vor Klimaeinflüssen aufzeigt.

Tab. 4.57: Überlebensraten von Larvalstadien von *E. medusa* unter drei verschiedenen Klimaszenarien in den Wintern 2010/2011 und 2011/2012.

Frostwechsel (-10 bis +10 °C)		Warme Winter (konstant + 5 °C)		Kalte Winter (Kontrolle, -1 bis +1 °C)		
Winter 2010/2011	Winter 2011/2012	Winter 2010/2011	Winter 2011/2012	Winter 2010/2011	Winter 2011/2012	
n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30	n = 30
50 %	60 %	60 %	80 %	80 %	87 %	60 % (ohne Streu)*
55 %***		70 % ^{n.s.}		84,00%		

Legende: Proportionsvergleich mit z-Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Die Signifikanzen beziehen sich auf Vergleiche der Kontrolle mit den jeweiligen Szenarien (Frostwechsel, Warme Winter, ohne Streu).

Auch in der Zeit nach der Überwinterung bis zum Schlupf der Imagines ist die Mortalität der Larvalstadien hoch (Tab. 4.58). Dies könnte auf Nachwirkungen suboptimaler Bedingungen während der Überwinterung und dadurch erlittene Fitness-Verluste zurückführen sein, denn die Individuen, die unter wechselhaften oder warmen Bedingungen überwintert wurden, wiesen eine um etwa 30 % signifikant höhere Mortalität auf als die Larvalstadien im Szenario „Kalte Winter“. Von diesen entwickelten sich immerhin 70 % der Larven, die die Überwinterung überstanden hatten, zum Falter. Äußerst fatal wirkte sich die Überwinterung ohne Streuschicht aus. Nur zwei Falter entwickelten sich aus 18 im Frühjahr noch vorhandenen Raupen. Die Unterschiede im Vergleich zur Überwinterung mit Streuschicht (bei kalten Wintern) sind höchst signifikant. Möglicherweise ist der Grund hierfür ebenfalls in der verminderten Fitness und im verminderten Gewicht (s.u.) nach der Überwinterung zu suchen.

Insgesamt ergab also das Szenario „Frostwechsel“ 13 Falter aus 60 Präimaginalstadien (Entwicklungsrate 21,67 %). Im Szenario „Warme Winter“ waren es 18 Falter (30 %) und im Szenario „Kalte Winter“ immerhin 35 Falter (58,35 %). Damit entwickelten sich unter Szenario „Kalte Winter“ signifikant mehr Falter als unter den anderen beiden Szenarien.

Tab. 4.58: Schlupfraten der Imagines von *E. medusa* nach der Überwinterung unter drei verschiedenen Klimaszenarien in den Wintern 2010/2011 und 2011/2012.

Frostwechsel (-10 bis +10 °C)		Warme Winter (konstant + 5 °C)		Kalte Winter (Kontrolle, -1 bis +1 °C)		
Winter 2010/2011	Winter 2011/2012	Winter 2010/2011	Winter 2011/2012	Winter 2010/2011	Winter 2011/2012	
n = 15	n = 18	n = 18	n = 24	n = 24	n = 26	n = 18
40 %	39 %	44 %	42 %	67 %	73 %	11 % (ohne Streu)***
39 %*		43 %*		70,00%		

Legende: Proportionsvergleich mit z-Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Die Signifikanzen beziehen sich auf Vergleiche der Kontrolle mit den jeweiligen Szenarien (Frostwechsel, Warme Winter, ohne Streu).

4.1.6.2 Larvengewichte

Das durchschnittliche Gewicht der zur Überwinterung über den Sommer gehälterten Larven war im Sommer 2010 (24,73 mg, SD = 2,61, n = 90) signifikant geringer als das der Larven aus dem Sommer 2011 (30,65 mg, SD = 3,42, n = 120). Dies lag zum einen daran, dass durch einen erhöhten Zeitaufwand

im Jahre 2011 ständig frische Wirtspflanzen zu Verfügung standen, zum anderen waren aufgrund des verregneten Sommers 2011 sowie eines optimierten Bewässerungsregimes die klimatischen Bedingungen und die Wasserverfügbarkeit besser.

Die beobachteten Gewichtszu- bzw. -abnahmen während der Überwinterung variierten sehr stark. So betrug beispielsweise die Gewichtszunahme im Szenario „Frostwechsel“ im Winter 2010/2011 nur 20,4 %, während im Winter 2011/2012 ein Wert von 53,0 % erreicht wurde (Tab. 4.59).

Trotzdem lassen sich eindeutige Tendenzen bezüglich der Gewichtsentwicklung erkennen. Unter wechselnden und warmen Bedingungen sind die Larven anscheinend auch während des Winters in der Lage, Nahrung aufzunehmen, weshalb in diesen Szenarien die Larvalgewichte durchschnittlich um 40,6 % bzw. 19,8 % deutlich anstiegen. Im Szenario „Kalte Winter“ war die Gewichtszunahme dagegen nur marginal (2,9 %). In Winter 2011/2012 wurde sogar eine leichte Gewichtsabnahme festgestellt. Deutliche Gewichtsabnahmen waren im Szenario „Kalte Winter – ohne Streu“ zu verzeichnen.

Tab. 4.59: Durchschnittliche Gewichte [mg] und Gewichtsveränderungen [%] der Larvalstadien von *E. medusa* unter drei verschiedenen Klimaszenarien in den Wintern 2010/2011 und 2011/2012 vor und nach der Überwinterung.

Frostwechsel (-10 bis +10 °C)				Warme Winter (konstant + 5 °C)				Kalte Winter (Kontrolle, -1 bis +1 °C)					
2010/2011		2011/2012		2010/2011		2011/2012		2010/2011		2011/2012			
n = 30		n = 30		n = 30		n = 30		n = 30		n = 30		n = 30 (ohne Streu)	
vor	nach	vor	nach	vor	nach	vor	nach	vor	nach	vor	nach	vor	nach
25,0	30,1	29,6	45,3	24,1	30,6	30,8	34,6	25,1	27,0	30,6	30,2	31,6	27,1
20,4 %		53,0 %		27,0 %		12,3 %		7,6%		-1,3 %		-14,2 %	
vor		nach		vor		nach		vor		nach			
27,30		38,39		27,45		32,89		27,85		28,66			
40,6 %				19,8 %				2,9 %					

4.1.7 Analyse von Klimaparametern (Hypothesen 1, 4)

Dass die Klimaerwärmung bzw. die Atlantisierung des Klimas im Untersuchungsgebiet wirklich stattgefunden hat, belegt (neben zahlreichen Publikationen) noch einmal Tab. 4.60. Alle ausgewählten Parameter unterscheiden sich höchst signifikant in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000. Allein der Parameter „Jahresamplitude“ zeigt in seiner Ausprägung für die heutige Zeit ein höheres Maß an Kontinentalität an, da die Differenz zwischen kältestem und wärmstem Monat signifikant gestiegen ist.

Tab. 4.60: Ausgewählte Klimaparameter in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Perioden sind für alle Parameter als höchst signifikant anzusehen.

Klimaparameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	1880-1930 (n = 424)	1970-2000 (n = 424)		
Klimaindex	4,8 \pm 2	5,7 \pm 1,	55220,5	***
Jahresmitteltemp. [°C]	7,6 \pm 1	8,3 \pm 1	51218,5	***
Jahresamplitude [°C]	17,3 \pm 1	17,7 \pm 1	54003,0	***
Anzahl der Eistage	29 \pm 7	22 \pm 7	42852,0	***
Anzahl der Frosttage	114 \pm 18	97 \pm 17	47949,0	***
Anzahl der Tage mit Schneedecke	60 \pm 18	47 \pm 19	54397,0	***
Anzahl der Sommertage	27 \pm 8	34 \pm 9	54991,0	***
Tage bis zum Beginn der Schneeglöckchenblüte	67 \pm 10	58 \pm 7	41682,0	***
Tage bis zum Beginn der Apfelblüte	131 \pm 9	124 \pm 7	50695,0	***
Niederschlagsmenge Vegetationsperiode (Mai-Juli) [mm]	265 \pm 47	269 \pm 38	77231,5	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * P \leq 0,05, ** P \leq 0,01, *** P \leq 0,001, n.s. = nicht signifikant.

Außerdem fand die Klimaerwärmung gleichmäßig verteilt über alle Regionen - und damit auch über die Bezugsräume - statt (Tab. 4.61). Dies belegt die signifikante Erhöhung des Klimaindexes. Allein für die Keuperwaldberge und die Kocher-Jagst-Region konnte dieser Trend nicht signifikant erwiesen werden, was jedoch vermutlich auf die geringe Stichprobenanzahl in diesen Regionen zurück zu führen ist.

Tab. 4.61: Klimaindex in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000. Die Klimaerwärmung ist für alle Bezugsräume (mit Ausnahme der Keuperwaldberge und der Kocher-Jagst-Region) höchst signifikant nachweisbar.

Region	Klimaindex (Durchschnitt \pm SD)		Mann Whitney U	P
	1880-1930 (n = 424)	1970-2000 (n = 424)		
Albvorland	5,6 \pm 0	6,3 \pm 0	303,0	***
Keuperwaldberge	4,8 \pm 1	5,7 \pm 1	4,0	n.s.
Kocher-Jagst-Region	5,5 \pm 1	6,1 \pm 0	4,0	n.s.
Kraichgau und NB	6,6 \pm 1	7,4 \pm 1	684,5	***
Obere Gäue	5,4 \pm 1	6,2 \pm 0	141,0	***
Oberschwaben	3,5 \pm 1	4,6 \pm 1	792,5	***
Schwäbische Alb	3,1 \pm 1	4,3 \pm 1	865,0	***
Tauberland	6,1 \pm 0	6,5 \pm 0	0	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Die folgende Tabelle (Tab. 4.62) belegt für den Parameter „Tage mit Schneedecke“ beispielhaft die signifikante Abnahme der Anzahl der Tage mit Schneedecke in allen Bezugsräumen im Zeitraum 1970-2000.

Tab. 4.62: Anzahl der Tage mit Schneedecke, getrennt nach Regionen und Zeiträumen. Für alle Regionen kann eine signifikante Abnahme der Anzahl der Tage mit Schneedecke belegt werden.

Region	Tage mit Schneedecke (Durchschnitt \pm SD)		Mann Whitney U	P
	1880-1930 (n = 413)	1970-2000 (n = 413)		
Albvorland	51 \pm 7	35 \pm 8	457,0	***
Keuperwaldberge	60 \pm 4	43 \pm 4	0	**
Kocher-Jagst-Region	51 \pm 9	35 \pm 7	1,0	*
Kraichgau und NB	38 \pm 5	23 \pm 9	376,0	***
Obere Gäue	56 \pm 8	43 \pm 7	318,0	***
Oberschwaben	65 \pm 11	56 \pm 13	1399,0	***
Schwäbische Alb	85 \pm 9	70 \pm 9	1490,0	***
Tauberland	43 \pm 7	34 \pm 3	17,0	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Von *E. medusa* besiedelte Habitate unterscheiden sich durchschnittlich signifikant in allen Klimaparametern von unbesiedelten (Tab. 4.63). Damit liegen besetzte *Patches* tendenziell mehr im klimatisch kühlen und kontinental geprägten Bereich. Die einzige Ausnahme bildet die Jahresamplitude, die in unbesiedelten Habitaten signifikant größer ist und hohe Werte normalerweise ein Charakteristikum kontinental geprägter Klimate darstellen.

Tab. 4.63: Klimaparameter in von *E. medusa* besiedelten und in unbesiedelten Habitaten. Alle Parameter weisen höchst signifikante Unterschiede hinsichtlich des Vorkommens von *E. medusa* auf.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 146)	Unbesiedelt (n = 278)		
Klimaindex	4,9 \pm 1,	6,1 \pm 1,	9420,0	***
Jahresmitteltemperatur [°C]	7,8 \pm 1	8,6 \pm 1	9385,5	***
Mitteltemperatur Juli [°C]	16,7 \pm 1	17,8 \pm 1	8573,5	***
Mitteltemperatur Januar [°C]	-0,8 \pm 1	0,0 \pm 1	10353,0	***
Jahresamplitude [°C]	17,6 \pm 1	17,8 \pm 1	14854,5	***
Anzahl Sommertage	28 \pm 8	37 \pm 8	9008,5	***
Anzahl Eistage	25 \pm 6	20 \pm 6	10263,5	***
Anzahl Frosttage	107 \pm 15	91 \pm 15	9936,5	***
Anzahl Tage mit Schneedecke	60 \pm 16	40 \pm 17	8008,5	***
Tage seit Jahresbeginn bis Schneeglöckchenblüte	62 \pm 6	55 \pm 7	9132,0	***
Tage seit Jahresbeginn bis Apfelblüte	129 \pm 5	122 \pm 6	8207,5	***
Niederschlag Vegetationsperiode (Mai-Juli) [mm]	280 \pm 40	263 \pm 35	14632,5	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Zwischen den einzelnen Bezugsräumen existieren signifikante Unterschiede hinsichtlich des Klimas (Tab. 4.64). Demnach ist das Klima in Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb am kühlgsten bzw. am stärksten kontinental geprägt. Hierauf folgen das Albvorland, die Oberen Gäue und das Tauberland. Signifikant am wärmsten und stärksten atlantisch geprägt ist das Klima im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken. In besiedelten Habitaten sind diese Unterschiede weniger ausgeprägt, die Schwäbische Alb und Oberschwaben sind jedoch wiederum signifikant kühler als die anderen Bezugsräume. Für das Albvorland, das Kraichgau und Neckarbecken sowie für die Schwäbische Alb kann nachgewiesen werden, dass *E. medusa* in diesen Bezugsräumen die kühleren Lagen signifikant bevorzugt. Diese Tendenzen sind auch für die übrigen Bezugsräume erkennbar, jedoch nicht signifikant ausgeprägt.

Tab. 4.64: Klimaindex untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	6,3 ^b \pm 0	6,1 ^b \pm 0	6,4 \pm 0	74,0	**
Kraichgau und NB	7,4 ^c \pm 1	6,6 ^b \pm 0	7,5 \pm 1	17,5	***
Obere Gäue	6,2 ^b \pm 0	6,1 ^b \pm 1	6,3 \pm 0	562,5	n.s.
Oberschwaben	4,6 ^a \pm 1	4,3 ^a \pm 1	4,7 \pm 1	317,0	n.s.
Schwäbische Alb	4,3 ^a \pm 1	4,2 ^a \pm 0	4,7 \pm 1	733,5	**
Tauberland	6,5 ^b \pm 0	6,6 ^b \pm 0	6,5 \pm 0	37,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Ähnliche Tendenzen lassen sich für zahlreiche andere Klimaparameter ebenfalls aufzeigen. In der Folge soll beispielhaft die Anzahl der Tage mit Schneedecke in den verschiedenen Bezugsräumen verglichen werden (Tab. 4.65). Prinzipiell ist die Gruppeneinteilung ähnlich wie bei der Summe der normierten Klimaparameter, nur dass in diesem Fall nur das Tauberland und das Albvorland eine gemeinsame Gruppe bilden.

Für besiedelte Habitate ergeben sich nur drei Gruppen mit deutlich verschiedenen Zusammensetzungen im Vergleich zu voriger Abbildung. Demnach ist die Anzahl der Tage mit Schneedecke im Tauberland signifikant niedriger als in den Oberen Gäuen. Besiedelte Habitate im Kraichgau und Neckarbecken sind mit denjenigen im Albvorland und in den Oberen Gäuen gleichzusetzen. Dies entspricht der geographischen Lage der besiedelten *Patches* am Rande des Bezugsraumes Kraichgau und Neckarbecken im Übergang zu den Oberen Gäuen. Besiedelte Habitate in Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb sind ebenfalls nicht signifikant voneinander unterschieden.

Vor allem im Kraichgau und Neckarbecken und in Oberschwaben, aber auch in den Oberen Gäuen wird die Präferenz von *E. medusa* für kühle, kontinental geprägte Regionen deutlich; hier ist die Anzahl der Tage mit Schneedecke in besiedelten Habitaten jeweils signifikant höher.

Tab. 4.65: Anzahl der Tage mit Schneedecke untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	35 ^b \pm 8	40 ^{a, b} \pm 5	34 \pm 8	133,5	n.s.
Kraichgau und NB	23 ^a \pm 9	41 ^{a, b} \pm 5	21 \pm 7	9,5	***
Obere Gäue	43 ^c \pm 7	45 ^b \pm 8	41 \pm 6	472,0	*
Oberschwaben	56 ^d \pm 13	66 ^c \pm 9	53 \pm 13	200,5	***
Schwäbische Alb	70 ^e \pm 9	72 ^c \pm 8	67 \pm 13	940,5	n.s.
Tauberland	34 ^b \pm 3	34 ^a \pm 3	34 \pm 3	44,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 1], [***]; besiedelt: oneway [df: 1], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.8 Komplexe Analysen

Im Folgenden werden die Ergebnisse dreier komplexer Analysemethoden vorgestellt. Mit diesen Verfahren ist es möglich, komplexe Zusammenhänge zwischen einzelnen Parametern in die Analyse mit einzubeziehen und durch Integration von Klima- und Habitatparametern ihre Einflussgrößen auf ein Vorkommen der jeweiligen Art zu bestimmen.

4.1.8.1 Binäre logistische Regression

In dieser Analyse wurden die Parameter in Hinblick auf Vorkommen von *E. medusa* getestet. Zweck der Analyse war es, zu überprüfen, welche Parameter für ein Vorkommen der Art entscheidend sind.

Test mit Habitatparametern

Bei ausschließlicher Verwendung von Habitatparametern zeigt die Analyse signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen (Tab. 4.66). Die durch die in die Analyse eingeflossenen Parameter erklärte Gesamtvarianz liegt mit einem Wert von 0,44 recht niedrig. Immerhin gut drei Viertel aller Fälle wurden korrekt zugeordnet. Der Deckungsgrad der Streuschicht wird als der wichtigste (Mikro-)Habitatparameter erkannt, hierauf folgen Makrohabitat- und geographische Parameter. Mit der Exposition, der Konnektivität und dem Deckungsgrad mittlerer Strauchschichten (Strauchschicht 2) wurden auch drei Parameter in die Analyse einbezogen, die bei einfachen Signifikanztests hinsichtlich eines Vorkommens von *E. medusa* keine signifikanten Unterschiede aufweisen. Dies kann auf bisher unberücksichtigte Interaktionen zwischen einzelnen Parametern zurückzuführen sein.

Test mit Klimaparametern

Bei Verwendung von Klimaparametern ist die Analyse ebenfalls signifikant (Tab. 4.66). Die erklärte Gesamtvarianz liegt etwas niedriger als die der Habitatparameter. Dafür wurde ein etwas größerer Prozentsatz an Fällen korrekt klassifiziert. Nur zwei Klimaparameter wurden in die Analyse einbezogen, die sich, wie alle anderen Klimaparameter, höchst signifikant zwischen von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitaten unterscheiden. Die Aufnahme von nur zwei Faktoren ist wahrscheinlich auf eine Multikollinearität der Klimadaten zurückzuführen. Die Verwendung weiterer Parameter würde keine zusätzliche Information liefern, da sich die Daten in ihren Werten zu ähnlich sind (vgl. BINZENHÖFER 2005). Dies gilt auch für alle weiteren Analysen mit Klimaparametern.

Test mit Habitat- und Klimaparametern

Bei gleichzeitiger Verwendung von Klima- und Habitatparametern zeigt die Analyse ein signifikantes Ergebnis und die erklärte Gesamtvarianz steigt deutlich auf zwei Drittel erklärter Varianz (Tab. 4.66). Ebenso erhöht sich der Prozentsatz korrekt zugeordneter Fälle auf 86,3 %. Unter den neun in die Analyse eingeflossenen Parametern finden sich zwei Klima- und sieben Habitatparameter. Jedoch werden die Klimaparameter an erster und dritter Stelle gelistet, was ihren großen Einfluss auf die Aussagekraft der Analyse beweist. Mit den Habitatparametern Nutzungstyp, Deckungsgrad der Wirtspflanzen und Sonnenscheindauer werden drei Komponenten in die Analyse einbezogen, die bei alleiniger Verwendung von Habitatparametern keine entscheidende Rolle spielen.

Tab. 4.66: Binäre logistische Regressionen getestet auf ein Vorkommen von *E. medusa*. Alle drei Analysen ergeben signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen.

	Habitat	Klima	Habitat + Klima
Konstante	-3,45	0,47	3,64
$\chi^2/df/P$	161,72/22/***	148,91/2/***	273,96/32/***
Nagelkerkes R-Quadrat	0,44	0,41	0,66
Prozentsatz der Richtigen	75,9	77,4	86,3
Parameter in Analyse	1 Streuschicht 2 Biototyp 3 Exposition 4 Konnektivität 5 Flächengröße 6 Strauchschicht 2 7 Krautschicht Höhe 8 Baumschicht 2	1 Tage mit Schneedecke 2 Niederschlag Veg.	1 Tage mit Schneedecke 2 Streuschicht 3 Niederschlag Veg. 4 Nutzungstyp 5 Konnektivität 6 <i>Festuca</i> Deckung 7 Flächengröße 8 Sonnenscheindauer 9 Biototyp

Legende: df = Anzahl der Freiheitsgrade, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Prozentsatz der Richtigen = durch die Analyse richtig zugeordnete Fälle (besiedelt/unbesiedelt). Parameter in Analyse = zur Zuordnung der Fälle verwendete Parameter (wichtigste Parameter). Veg. = Vegetationsperiode.

4.1.8.2 Diskriminanzanalyse

In dieser Analyse wurde für *E. medusa* getestet, welche Faktoren bestimmenden Einfluss auf ein Vorkommen der Art haben. In drei Schritten wurden zuerst ausschließlich Habitatparameter getestet, darauf ausschließlich Klimaparameter und zuletzt alle Parameter zusammen.

Test mit Habitatparametern

Bei Durchführung der Analyse allein mit Habitatparametern erreicht diese einen recht niedrigen Eigenwert (erklärter Anteil der Gesamtvarianz) (Tab. 4.67). Die Analyse an sich ist nach Chi-Quadrat-Test (Wilks Lambda) signifikant. Es wird ein Anteil von knapp drei Viertel richtig zugeordneter Fälle erreicht. Neun diskriminierende Habitatparameter fließen in die Analyse ein. Den höchsten diskriminierenden Wert besitzt der Parameter „Streuschicht Deckung“, auch der Biototyp und die Konnektivität der Habitats spielen eine wichtige Rolle.

Test mit Klimaparametern

Bei der Analyse der Klimaparameter, deren Eigenwert den aus der vorigen Analyse etwas übersteigt, ist die Anzahl richtig vorhergesagter Fälle fast mit der Analyse der Habitatparameter identisch (Tab. 4.67). Es wurden jedoch nur zwei diskriminierende Parameter isoliert, wobei die Anzahl der Tage mit Schneedecke eindeutig der wichtigste Faktor ist.

Test mit Habitat- und Klimaparametern

Bei Kombination von Klima- und Habitatparametern steigt der Eigenwert der Analyse erheblich auf etwa das Doppelte der vorigen Werte (Tab. 4.67). Die Ansprüche von *E. medusa* lassen sich also am besten durch eine Kombination von Klima- und Habitatparametern beschreiben. Ebenso erhöht sich die Anzahl richtig vorhergesagter Fälle auf über 80 %. Unter den acht isolierten, diskriminierenden Parametern finden sich drei Klima- und fünf Habitatparameter. Der wichtigste Faktor ist wiederum die Anzahl der Tage mit Schneedecke, gefolgt vom Deckungsgrad der Streuschicht und der Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode.

Tab. 4.67: Diskriminanzanalyse getestet auf ein Vorkommen von *E. medusa*. Alle drei Analysen ergeben signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen.

	Habitat	Klima	Habitat + Klima
Eigenwert	0,34	0,44	0,78
χ^2 , df, P	123,53/9/***	154,01/2/***	241,24/8/***
Fälle [%]	72,2	72,9	81,6
Parameter in der Analyse (Standardisierte kanonische Diskriminanzkoeffizienten)	1 Streuschicht (-0,82) 2 Biotoptyp (0,56) 3 Flächengröße (-0,31) 4 Konnektivität (0,35) 5 Strauschicht 2 (0,30) 6 Baumschicht 2 (-0,26) 7 Inklination (0,20) 8 Krautschicht Höhe (0,24) 9 <i>Festuca</i> Deckung (-0,24)	1 Tage mit Schneedecke (1,35) 2 Niederschlag Veg. (-0,64)	1 Tage mit Schneedecke (1,44) 2 Streuschicht (0,46) 3 Biotoptyp (-0,40) 4 <i>Festuca</i> Deckung (0,31) 5 Niederschlag Veg. (-0,46) 6 Konnektivität (-0,24) 7 Flächengröße (0,21) 8 Mitteltemperatur Juli (0,38)

Legende: df = Anzahl der Freiheitsgrade, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Fälle [%] = durch die Analyse richtig zugeordnete Fälle (besiedelt/unbesiedelt). Parameter in Analyse = zur Zuordnung der Fälle verwendete Parameter (diskriminierende Parameter). Veg. = Vegetationsperiode.

Sowohl die binäre logistische Regression als auch die Diskriminanzanalyse kommen zu fast identischen Ergebnissen. Demnach wird die Verteilung der Vorkommen von *E. medusa* (und damit ihre aktuelle Verbreitung) am besten durch eine Kombination von Klima- und Habitatparametern erklärt. Hierbei überwiegen die Klimaparameter in ihrer Aussagekraft leicht gegenüber den Habitatparametern. Diese verfügen jedoch über eine größere Anzahl an Einflussgrößen, was vermutlich auf die Multikollinearität der Klimaparameter zurückzuführen ist.

4.1.8.3 Hauptkomponentenanalyse

Im Gegensatz zu den beiden vorangegangenen Analysemethoden verfügt die Hauptkomponentenanalyse über einen anderen Ansatz und verfolgt andere Ziele. Es wird in diesem Fall nicht zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten unterschieden, sondern es werden allein diejenigen Parameter zu einer Komponente vereinigt, die signifikant miteinander korrelieren, wobei die erste Komponente den größten Teil der Varianz erklärt, die zweite den zweitgrößten usw.

Im Fall von *E. medusa* werden zehn Komponenten, die sich aus der Kombination mehrerer Parameter ergeben, mit Eigenwerten über 1 ausgegeben (Tab. 4.68). Hauptkomponente 1 verfügt über den höchsten Eigenwert und erklärt etwas mehr als ein Viertel der Gesamtvarianz. Es handelt sich bei dieser Komponente um die Summe von sieben Klimaparametern. Hauptkomponente 1 ist also eine Klimakomponente (Abb. 4.25). Hauptkomponente 2 erklärt immerhin noch knapp zehn Prozent der Gesamtvarianz. Sie beinhaltet verschiedene Mikrohabitatparameter, jedoch auch einen klimatischen Faktor (Jahresamplitude) sowie Makrohabitatparameter. Die Korrelation zwischen Parametern der Komponente 2 ist deutlich niedriger als die bei Komponente 1.

Tab. 4.68: Hauptkomponentenanalyse mit den für *E. medusa* verwendeten Parametern. Insgesamt finden sich zehn Hauptkomponenten mit Eigenwerten über 1.

	Komponente 1	Komponente 2	Anzahl Eigenwerte > 1
Eigenwert	9,95	3,50	10
Erklärte Varianz [%]	27,64	9,73	
Parameter (Korrelation)	Jahresmitteltemperatur (-0,96)	Offenboden Deckung (0,80)	
	Mitteltemperatur Januar (-0,96)	Krautschicht Deckung (-0,67)	
	Tage mit Schneedecke (0,96)	Rohboden Deckung (0,66)	
	Tage bis Apfelblüte (0,95)	Streuschicht Deckung (-0,48)	
	Mitteltemperatur Juli (-0,94)	Jahresamplitude (-0,43)	
	Anzahl Sommertage (-0,94)	Biotoptyp (-0,50)	
	Anzahl Frosttage (0,94)	Deckung <i>Festuca</i> (-0,40)	
	Höhenlage (0,94)	Sonnenscheindauer (0,40)	
	Anzahl Eistage (0,94)		
	Schneeglöckchenblüte (0,91)		
	Niederschlag Veg. (0,72)		

Es wird deutlich, dass sich Vorkommen von *E. medusa* tendenziell bei hohen Werten von Hauptkomponente 1 und niedrigen Werten von Hauptkomponente 2 aggregieren (Abb. 4.25). Nicht besiedelte *Patches* weisen dagegen häufig niedrige (negative) Werte für Hauptkomponente 1 auf.

Auch die Hauptkomponentenanalyse stützt somit das schon aus den beiden vorausgegangenen Analysen erhaltene Bild, dass die Verbreitung von *E. medusa* durch eine Kombination von Klima- und Habitatparametern bestimmt wird. Hierbei überwiegt der Effekt der Klimaparameter den der Habitatparameter leicht.

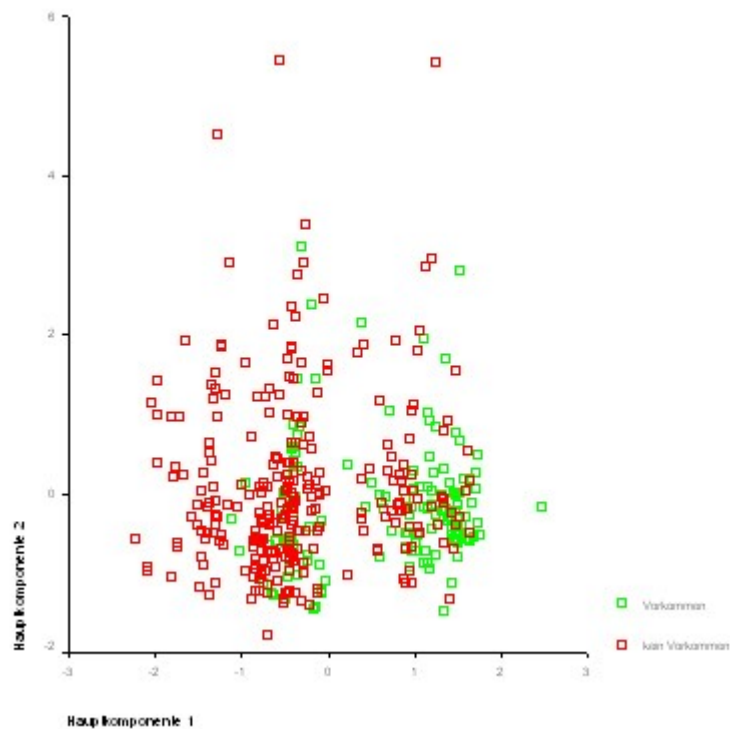


Abb. 4.25: Hauptkomponentendiagramm für *E. medusa* mit eingetragenen Vorkommen. Besiedelte Patches aggregieren sich bevorzugt bei hohen Werten der Hauptkomponente 1 und niedrigen Werten von Hauptkomponente 2.

Hauptkomponente 1 setzt sich aus folgenden Einzelkomponenten zusammen: Jahresmitteltemperatur, Mitteltemperatur im Januar, Anzahl der Tage mit Schneedecke, Tage bis zum Beginn der Apfelblüte, Mitteltemperatur im Juli, Anzahl der Sommertage, Anzahl der Frosttage, Höhenlage, Anzahl der Eistage, Tage bis zum Beginn der Schneeglöckchenblüte, Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode.

Hauptkomponente 2 setzt sich aus folgenden Einzelkomponenten zusammen: Offenbodenanteil, Deckungsgrad der Krautschicht, Rohbodenanteil, Biotoptyp, Deckungsgrad der Streuschicht, Jahresamplitude, Wirtspflanzenverteilung, potentielle Sonnenscheindauer im Juni.

4.1.8.4 Habitatqualität

In diesem abschließenden Schritt soll auf Grundlage der vorherigen Ergebnisse (Diskriminanzanalyse, einfache Signifikanztests) eine Auswahl an Habitatparametern getroffen werden, die die Ansprüche von *E. medusa* an ihren Lebensraum optimal beschreibt. Das genaue Vorgehen ist unter 3.3 und 3.7 ausführlich beschrieben.

Ausgeschlossen aus der Analyse wurden die Parameter „Biotoptyp“ und „Strauchschicht 2“. Der Parameter „Biotoptyp“ ist als kategoriale Variable als Kombination anderer Faktoren (z.B. Deckungsgrade, Nutzung) zu sehen, weshalb eine Verwendung als Dopplung und Überbewertung einzelner Parameter zu werten wäre. Dem Parameter „Strauchschicht 2“ wird in der Diskriminanzanalyse diskriminierendes Potential zugesprochen, das aufgrund einfacher Signifikanztests nicht bestätigt

werden kann. Deshalb kann auch keine Bevorzugung von *E. medusa* für niedrige oder hohe Deckungsgrade dieser Strauchschicht festgestellt werden. Eine Punktevergabe ist somit nicht möglich. Folgende sieben Parameter wurden in die Analyse mit einbezogen (Tab. 4.69):

Tab. 4.69: Ausgewählte Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von *E. medusa* an ihren Lebensraum am besten beschreiben. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Parameter	Faktor	0	1	2	3	4	5
Deckungsgrad der Streuschicht [%]	1,82	< 20	20-40	40-60	60-70	70-80	> 80
Konnektivität [km]	1,35	> 4	3-4	2-3	1-2	0,5-1	< 0,5
Flächengröße [ha]	1,31	< 0,5	0,5-1	1-3	3-6	6-10	> 10
Deckungsgrad Baumschicht 2 [%]	1,26	-	> 50	40-50	0; 30-40	0-10; 20-30	10-20
Krautschicht Höhe [cm]	1,24	-	> 40	35-40	30-35	25-30	< 25
Deckungsgrad <i>Festuca</i> [%]	1,24	0	0-2	2-4	4-6	6-10	> 10
Inklination [°]	1,20	-	> 20	10-20	5-10	2,5-5	0-2,5

Legende: Faktor aus Diskriminanzanalyse, Punktwerte (0-5) berechnet aus Verteilung der Vorkommen von *E. medusa*. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass der Wert nicht existiert. Die Gründe für die fehlende Bewertung werden im Methodenteil erläutert.

Die Auswahl dieser sieben Parameter (und deren Faktorladungen) soll hier kurz begründet werden:

Der Deckungsgrad der Streuschicht wurden in allen Analysen als wichtigster Faktor für ein Vorkommen von *E. medusa* identifiziert, weshalb auch die hohe Faktorladung (1,82) gerechtfertigt ist. Je höher der Deckungsgrad, desto höher ist auch der Punktwert. Der Wert zwischen 60 und 80 % Deckung musste detaillierter aufgeschlüsselt werden, da in diesem Bereich die Grenze zwischen gut und nur noch mäßig geeigneter Streuschichtdeckung liegt.

Die Konnektivität konnte in den einfachen Analysen nicht als entscheidender Faktor identifiziert werden, signifikante Unterschiede waren jedoch nur knapp nicht nachweisbar und sind damit als fast signifikant (auf 10 %-Niveau) zu bewerten. In den komplexen Analysen ist dieser Faktor vertreten. Die Feldbegehungen unterstützen die Annahme, dass es sich bei der Konnektivität durchaus um einen wichtigen Faktor hinsichtlich der Ausbildung von Metapopulationsstrukturen der ausbreitungsschwachen *E. medusa* handelt. Der Bereich zwischen 0 und 1 km wurde detaillierter aufgeschlüsselt, da nur bei einer Konnektivität < 0,5 km von einer guten Verknüpfung im Sinne des Metapopulationskonzeptes ausgegangen werden kann (HANSKI 1999, SCHMITT et al. 2000). Hierbei muss jedoch berücksichtigt werden, dass nicht alle verfügbaren Habitate aufgrund der angewandten Methodik erfasst werden konnten.

Die Flächengröße wurde in allen Analysen als wichtiger Faktor erkannt. Auch hier wurde im unteren Bereich detaillierter aufgeschlüsselt.

Der Deckungsgrad niedriger Baumschichten wurde in allen Analysen als wichtiger Faktor identifiziert, jedoch wurde sein Einfluss auf ein Vorkommen von *E. medusa* als eher gering eingestuft, da zahlreiche besiedelte Habitate ohne jeglichen Anteil niedriger Baumschichten existieren. Trotzdem dient ein geringer Baumanteil als Indikator für einen gewissen Saumcharakter der Fläche und gewährleistet ein strukturreiches Mikroklima. Deshalb wurde dieser Parameter in der Analyse belassen.

Die Höhe der Krautschicht wurde ebenfalls in allen Analysen als ein signifikanter Faktor erkannt. Hierbei

machen geringere Krautschichthöhen ein Vorkommen von *E. medusa* wahrscheinlicher. Dies lässt sich dadurch erklären, dass die Wüchsigkeit durch geringe Nährstoffverfügbarkeit vermindert wird, was wiederum das Vorkommen der Wirtspflanzen begünstigt. Außerdem deuten niedrige Krautschichthöhen auf eine (extensive) Schafbeweidung hin, was ebenfalls die Wahrscheinlichkeit für ein Auftreten von *E. medusa* erhöht.

Das Vorhandensein von Schwingeln (*Festuca ovina*, *Festuca rubra* agg.) ist eine unabdingbare Voraussetzung für ein Vorkommen von *E. medusa*. Es konnte außerdem belegt werden, dass besiedelte Habitate höhere Deckungsgrade der Wirtspflanzen aufweisen.

Ein umstrittener Parameter ist die Inklination. Zwar wurde diese in allen Analysen als signifikant erkannt, jedoch existieren gerade im Tauberland und im Albvorland zahlreiche besiedelte Habitate, die eine starke Hangneigung aufweisen. Ebene Lebensräume waren häufig zu intensiv landwirtschaftlich genutzt, um als Habitat dienen zu können. Der Parameter wurde trotzdem in der Analyse belassen, da gerade in warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen eine zu starke Inklination ein Aussterben von *E. medusa* aufgrund von lückiger Vegetationsstruktur und mangelnder Streuschicht bedingen kann.

Ein ideales Habitat für *E. medusa* hätte auf Grundlage dieser Parameter folgende Eigenschaften: Einen Deckungsgrad der Streuschicht > 80 %, eine Konnektivität < 0,5 km, eine Flächengröße > 10 ha, einen Deckungsgrad niedriger Baumschichten von 10-20 %, eine Höhe der Krautschicht < 25 cm, einen Deckungsgrad der Wirtspflanzen >10 % und eine Inklination von 0 bis 2,5 °.

Die Qualität ist in besiedelten Habitaten höchst signifikant ($p < 0,001$) besser als in unbesiedelten (Tab. 4.70). Allerdings existieren auch besiedelte Habitate, deren Qualität stark gemindert ist. Bei diesen muss offen bleiben, ob sie tatsächlich als Reproduktionshabitate dienen können. Unter den besten 50 Habitaten finden sich immerhin 19 unbesiedelte, unter den schlechtesten 50 allerdings nur sechs besiedelte. Dies kann als Hinweis darauf dienen, dass andere in dieser Analyse der Habitatparameter nicht berücksichtigte Einflussgrößen (z.B. Klimaparameter, siehe unten) ebenfalls einen wichtigen Einfluss auf ein Vorkommen der Art haben. Offensichtlich ist jedoch, dass schlechte Lebensbedingungen für *E. medusa* durch die Habitatparameter hinreichend dargestellt werden können.

Tab. 4.70: Qualität der von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitate. Die Werte ergeben sich aus der Summe der mit ihren Faktorladungen multiplizierten Punktwerte der ausgewählten Habitatparameter. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

	Habitatqualität \pm SD	min. Habitatqualität	max. Habitatqualität
Besiedelt	27,38 \pm 5,5	14,56	39,63
Unbesiedelt	22,98 \pm 5,4	12,52	35,61

Wirft man nun einen genaueren Blick auf die besten 50 Habitate, fällt sofort auf, dass diese in allen Bezugsräumen gemischt auftreten (Tab. 4.71). Das für *E. medusa* am besten geeignete Habitat befindet sich im Tauberland, hiernach folgen *Patches* auf der Schwäbischen Alb, in den Oberen Gäuen, in den Keuperwaldbergen, in Oberschwaben und im Albvorland. Die Top-Habitate zeigen die Charakteristika, die für ein ideales *medusa*-Habitat erwartet werden müssen: Streureichtum, Großflächigkeit, gute Verknüpfung, geringe Hangneigung und ein hoher Wirtspflanzenanteil. Interessant sind vor allem die

unbesiedelten Habitate, die sich in dieser Liste befinden. An 14. Stelle ist das NSG Schalmenried aus dem Bodenseegebiet zu finden, das in der Tat früher Vorkommen von *E. medusa* beherbergte und in dem sich auch aktuell noch geeignete Strukturelemente finden. Gleiches gilt für das NSG Hagstaffel (Nr. 16), ebenfalls in der Bodenseeregion gelegen. An 19. Stelle ist das NSG Hölzertal zu finden, das allerdings nur noch in einem sehr kleinen Teilbereich geeignete Strukturen für *E. medusa* bereithält. Auf Platz 23 befindet sich mit dem oberschwäbischen NSG Moosmühle das erste Habitat, aus dem keine Belege von *E. medusa* bekannt wurden. Mit dem NSG Pfrunger Ried befindet sich an 24. Stelle das erste ehemals besiedelte Habitat aus einem kühleren und kontinental geprägten Großraum. An 26. Stelle ist die Hirschhalde am Schönbuch-Südwesthang zu finden, ein ebenfalls ehemals besiedeltes Habitat, das alle von der Art benötigten Habitatelemente bietet. Es folgen zahlreiche weitere, strukturell auch aktuell geeignete Flächen vornehmlich aus den Oberen Gäuen, aus dem Albvorland und aus Oberschwaben, die in vielen Fällen früher von *E. medusa* besiedelt waren. Zusammenfassend gibt die Tabelle einen gelungenen Überblick über Habitate, die die Ansprüche von *E. medusa* sehr gut erfüllen. Die Erwähnung von 19 aktuell nicht mehr besiedelten Habitaten macht deutlich, dass - zumindest in diesen Fällen - eine Verschlechterung der Lebensbedingungen als Ursache für das Aussterben der Art unwahrscheinlich ist.

Tab. 4.71: Die 50 bestgeeigneten Habitate für *E. medusa* aus rein strukturellen Gesichtspunkten. Die Punktesumme gibt den summierten Wert aus den in Tab. 4.69 aufgezählten Parametern an. Der höchste potentielle Wert ist 47,1.

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
1	Tauber- und Bauland	Grünsfeld, südlich	NSG Seilingsberg (Abb. 4.17)	1	39,63	84,14
2	Schwäbische Alb	Engstingen, westl.	1171	1	39,40	83,65
3	Schwäbische Alb	Schopfloch, nördlich	NSG Schopflocher Moor (Abb. 4.16)	1	39,31	83,46
4	Obere Gäue	Löffingen, westlich	NSG Kreuzbuck	1	39,29	83,42
5	Keuperwaldberge	Schwäbisch Hall, östlich	Altspöck	1	38,16	81,02
6	Oberschwaben	Unterzeil, südlich	Kiesgrube Heide (Abb. 4.15)	1	38,09	80,87
7	Schwäbische Alb	Gammertingen, nord-östl.	M319	1	37,03	78,62
8	Obere Gäue	Pföhren, nördlich	NSG Mittelmeß (Abb. 4.14)	1	36,92	78,39
9	Schwäbische Alb	Mahlstetten, westlich	NSG Kraftstein (Abb. 4.16)	1	36,81	78,15
10	Oberschwaben	Welschingen, südlich	NSG Hauwiesen (Abb. 4.15)	1	36,45	77,39
11	Albvorland	Entringen, nördl.	M200 (Abb. 4.13)	1	36,08	76,60
12	Schwäbische Alb	Oberstetten, süd-westl.	NEU8	1	35,74	75,88
13	Schwäbische Alb	Neufra, östl.	M322	1	35,72	75,84
14	Oberschwaben	Allensbach, nord-östlich	NSG Schalmenried	0 (1)	35,61	75,61
15	Tauber- und Bauland	Grünsfeld, westlich	Besselberg (Abb. 4.17)	1	34,62	73,50
16	Oberschwaben	Dingelsdorf, westlich	NSG Hagstaffel	0 (1)	34,49	73,23
17	Obere Gäue	Haigerloch-Stetten	NSG Stettener Weinberg	1	34,41	73,06
18	Schwäbische Alb	Kettenacker, nördl.	M335	1	34,41	73,06
19	Albvorland	Magstadt, westl.	NSG Hölzertal	0 (1)	34,22	72,65
20	Schwäbische Alb	Inneringen, südl.	M352	1	34,16	72,53
21	Kocher-Jagst-Region	Heimhausen, westlich	Magerwiesen	1	34,06	72,31
22	Schwarzwald	Pfaffenweiler, nördlich	Magerrasen	1	33,94	72,06
23	Oberschwaben	Adrazhofen, nördlich	NSG Moosmühle	0	33,79	71,74
24	Oberschwaben	Pfrungen, nördlich	NSG Pfrunger Ried	0 (1)	33,75	71,66

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
25	Schwäbische Alb	Albstadt-Ebingen, nördlich	Magerrasen	1	33,47	71,06
26	Albvorland	Tübingen, westl.	Hirschhalde	0 (1)	33,36	70,83
27	Obere Gäue	Schafhausen, nord-westl.	G31 (Abb. 4.14)	1	33,33	70,76
28	Obere Gäue	Dachtel, südl.	M43	0	33,33	70,76
29	Tauber- und Bauland	Gerlachsheim, südlich	Turmberg	1	33,33	70,76
30	Albvorland	Unterjesingen, nördlich	Brache westl. Schloss Ro-seck	0	33,22	70,53
31	Oberschwaben	Arrisried, nördl.	NSG Arrisrieder Moos	0 (1)	33,21	70,51
32	Albvorland	Holzgerlingen, östl.	Schönberg	1	33,20	70,49
33	Obere Gäue	Ehningen, südl.	NSG Füllesbrunnen (Süd)	0 (1)	33,13	70,34
34	Albvorland	Tübingen, westl.	1372	0	33,03	70,13
35	Albvorland	Dettenhausen, westl.	Deponie Kälberstelle	0	33,03	70,13
36	Oberschwaben	Ilmensee, nördl.	S56	0 (1)	32,99	70,04
37	Schwäbische Alb	Inneringen, süd-westl.	M351 (Abb. 4.16)	1	32,88	69,81
38	Schwäbische Alb	Öschingen, südl.	NSG Filsenberg (Abb. 4.16)	1	32,81	69,66
39	Schwäbische Alb	Ohnastetten, westl.	769	1	32,63	69,28
40	Oberschwaben	Kaltbrunn, westlich	NSG Bündlisried	0	32,41	68,81
41	Schwäbische Alb	Gruibingen, nördlich	Barn	1	32,24	68,45
42	Obere Gäue	Friolzheim, südl.	573	0	32,23	68,43
43	Albvorland	Tübingen, westlich	Neuhalde	0 (1)	32,16	68,28
44	Obere Gäue	Ehningen, östlich	NSG Füllesbrunnen (Nord)	0 (1)	32,04	68,03
45	Albvorland	Rottenburg-Weiler, östl.	NSG Rappenberg (Abb. 4.13)	1	32,03	68,00
46	Albvorland	Dusslingen, nördlich	Bahnböschung	0	31,98	67,90
47	Albvorland	Weil im Schönbuch, östl.	Totenbachtal	0	31,92	67,77
48	Kraichgau und NB	Heimsheim, nord-östl.	M58	1	31,90	67,73
49	Schwäbische Alb	Neufra, südl.	M324	1	31,82	67,56
50	Schwäbische Alb	Hermentingen, westl.	M325	1	31,82	67,56

Legende: Vorkommen: 1 = Art aktuell vorhanden, 0 = Art aktuell nicht vorhanden, (1) = Art ehemals vorhanden.
abs. = absolut, rel. = relativ.

In den verschiedenen Bezugsräumen stellt sich die Habitatqualität unterschiedlich dar (Tab. 4.72). Diese ist im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken im Vergleich zu den Oberen Gäuen, zu Oberschwaben, zur Schwäbischen Alb und zum Tauberland signifikant reduziert. Das Albvorland nimmt eine Mittelstellung ein. Besiedelte Habitate unterscheiden sich in ihrer Qualität dagegen nicht mehr zwischen den verschiedenen Bezugsräumen. Im Albvorland, im Kraichgau und Neckarbecken und auf der Schwäbischen Alb ist die Qualität besiedelter Habitate signifikant höher als die unbesiedelter. Diese Tendenz besteht zwar auch in den übrigen Bezugsräumen, konnte dort jedoch nicht signifikant nachgewiesen werden.

Die beobachteten Unterschiede weisen darauf hin, dass die Habitatqualität gerade in den Bezugsräumen Kraichgau und Neckarbecken und Albvorland (also in denjenigen mit dem stärksten Rückgang) durchaus einen Einfluss auf die Arealregression von *E. medusa* haben könnte.

Tab. 4.72: Qualität untersuchter Habitate getrennt nach Bezugsräumen. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	23,58 ^{a, b} \pm 6,1	31,36 ^a \pm 3,4	22,97 \pm 5,8	54,0	**
Kraichgau und NB	20,50 ^a \pm 4,3	27,11 ^a \pm 4,5	19,96 \pm 3,8	30,0	**
Obere Gäue	24,97 ^b \pm 5,6	25,64 ^a \pm 6,1	24,54 \pm 5,3	564,0	n.s.
Oberschwaben	25,93 ^b \pm 5,5	27,78 ^a \pm 4,9	25,36 \pm 5,6	334,5	n.s.
Schwäbische Alb	25,91 ^b \pm 5,4	27,13 ^a \pm 5,2	22,70 \pm 4,2	569,5	***
Tauberland	25,49 ^b \pm 6,1	28,16 ^a \pm 6,8	23,08 \pm 4,5	25,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]); besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.1.8.5 Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern

In der Folge wurden nun - entsprechend obigem Schema - auch Klimaparameter (diskriminierende Faktoren der Diskriminanzanalysen) in die Bewertung der Habitate eingearbeitet. Hierdurch entsteht ein sowohl Klima- als auch Habitatparameter umfassendes Bewertungsschema für alle Habitate. Die folgenden Parameter (mit Faktorladungen) wurden hierfür berücksichtigt (Tab. 4.73):

Tab. 4.73: Ausgewählte Klima- und Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von *E. medusa* an ihren Lebensraum am besten beschreiben. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Parameter	Faktor	0	1	2	3	4	5
Deckungsgrad der Streuschicht [%]	1,46	< 20	20-40	40-60	60-70	70-80	> 80
Deckungsgrad <i>Festuca</i> [%]	1,31	0	0-2	2-4	4-6	6-10	> 10
Konnektivität [km]	1,24	> 4	3-4	2-3	1-2	0,5-1	< 0,5
Flächengröße [ha]	1,21	< 0,5	0,5-1	1-3	3-6	6-10	> 10
Niederschlagssumme Vegetationsperiode [mm]	1,46	-	< 220	220-250	250-280	280-310	> 310
Anzahl Tage mit Schneedecke [d]	1,44	< 25	25-40	40-50	50-60	60-70	> 70
Temperaturmittel Juli [°C]	1,38	> 18,5	17,75-18,5	17-17,75	16,5-17	16-16,5	< 16

Legende: Faktor aus Diskriminanzanalyse, Punktwerte (0-5) berechnet aus Verteilung der Vorkommen von *E. medusa*. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass der Wert nicht existiert. Die Gründe für die fehlende Bewertung werden im Methodenteil erläutert.

Die eher schwach diskriminierenden Parameter aus voriger Analyse (Baumschicht 2, Isolation und Höhe der Krautschicht) wurden durch Klimaparameter mit hoher Erklärungskraft (s. Faktorladungen) ersetzt. Die Hinzunahme von drei Klimaparametern scheint zwingend, beschreiben sie doch zusammen exakt die von *E. medusa* bevorzugte klimatische Nische. Die Art meidet extrem trocken-warme Regionen und tritt vermehrt in niederschlagsreichen, feuchten Gebieten auf, weshalb die Niederschlagssumme, gerade im Sommer während der Entwicklungszeit der Larven, eine wichtige Rolle spielt. Die Anzahl der Tage mit Schneedecke ist in den kühlen und kontinental geprägten Lagen ebenfalls stark erhöht und korreliert

auffallend gut mit den Verbreitungsschwerpunkten von *E. medusa*. Die Art verschwindet außerdem immer mehr aus den sommerwarmen Regionen des Bundeslandes, weshalb sich die mittlere Juli-Temperatur als ein geeigneter Indikator erwiesen hat.

Besiedelte Habitate weisen eine höchst signifikant ($p < 0,001$) größere Lebensraumqualität auf als unbesiedelte (Tab. 4.74). Der Unterschied ist im Vergleich zur vorigen, ebenfalls höchst signifikanten Analyse unter ausschließlicher Verwendung von Habitatparametern noch deutlicher ausgeprägt. Wiederum beschreibt also eine Kombination aus Klima- und Habitatparametern die Ansprüche von *E. medusa* an ihren Lebensraum am besten. Der hypothetische Optimalfall wäre, dass ausschließlich hohe Werte der Lebensraumqualität besiedelte, die darauf folgenden niedrigen Werte unbesiedelte Habitate darstellen. Dies ist aber nicht der Fall: Die minimale Lebensraumqualität eines besiedelten Habitats bei einem Wert von 13,45, die maximale Qualität eines unbesiedelten *Patches* erreicht den Wert 35,67.

Tab. 4.74: Klima- und Habitatqualität der von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitate (n = 424). Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

	Lebensraumqualität \pm SD	min. Lebensraumqualität	max. Lebensraumqualität
Besiedelt	29,05 \pm 6,4	13,45	43,56
Unbesiedelt	20,49 \pm 6,3	8,12	35,67

Unter den besten 50 Habitaten finden sich auf Grundlage dieser Analyse nur noch neun unbesiedelte (Tab. 4.75). Von den schlechtesten 50 sind zwei besiedelt. Es ist also im Vergleich zur vorigen Analyse eine deutlich bessere Einschätzung der Ansprüche von *E. medusa* durch Hinzunahme der Klimaparameter gelungen.

Im Vergleich zu der Analyse, die nur Habitatparameter berücksichtigt, findet sich die Mehrzahl (80 %) der besten Habitate auf der Schwäbischen Alb. Die wenigen *Patches* aus anderen Bezugsräumen sind ebenfalls fast ausschließlich in kühlen Regionen angesiedelt, so im Südteil der Oberen Gäue, im östlichen Oberschwaben und im Schwarzwald. Als einziges Habitat aus einem warmen Bezugsraum ist der großflächige Komplex aus Halbtrockenrasen-Brachen und Magerwiesen am Schönbuch-Südwesthang vertreten. War dieser Lebensraum in Tab. 4.71 noch an 11. Stelle geführt, fällt es nach Berücksichtigung der Klimaparameter auf die 30. Position zurück. Das eindeutig beste besiedelte Habitat ist ein großflächiger, versaumter Halbtrockenrasen-Komplex auf der Schwäbischen Alb. Immerhin an bereits 5. Stelle ist eine ehemalige Kiesgrube aus Oberschwaben zu finden, die auf relativ großer Fläche flächendeckend mit *Festuca*-Bulten bewachsen ist. Erst an 19. Stelle ist das erste nicht besiedelte Habitat zu finden. Es handelt sich dabei um einen schafbeweideten Halbtrockenrasen auf der Schwäbischen Alb, auf dem *E. medusa* möglicherweise nur zufällig nicht nachgewiesen werden konnte. Auf Position 27 folgt auf der Hegualb das zweite als nicht besiedelt eingestufte Habitat. *E. medusa* konnte hier bei einer Begehung nicht bestätigt werden, jedoch liegen Nachweise aus dem Jahre 2011 vor, weshalb hier ein Härtefall eintritt. Definitiv unbesiedelte Habitate, deren klimatische und strukturelle Eignung als hervorragend eingestuft werden können, finden sich erst ab 34. Position. In einigen Fällen handelt es sich um ehemals besiedelte, großflächige Streuwiesen-Komplexe in Oberschwaben, mehrheitlich jedoch um potentiell gut geeignete, nicht besiedelte Flächen auf der Schwäbischen Alb. Dass nicht immer alle Habitate im Verbund einer Metapopulation, wie sie auf der Schwäbischen Alb existiert, besiedelt sind, ist

ein Charakteristikum solcher Besiedlungsmuster (HANSKI 1999).

Tab. 4.75: Die 50 für *E. medusa* bestgeeigneten Habitats bei einer Kombination von Klima- und Habitatparametern. Die Punktesumme gibt den summierten Wert aus den in Tab. 4.73 aufgezählten Parametern an. Der höchste potentielle Wert ist 47,5.

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
1	Schwäbische Alb	Engstingen, westl.	1171	1	43,56	91,71
2	Schwäbische Alb	Gammertingen, nord-östl.	M319	1	40,87	86,04
3	Schwäbische Alb	Albstadt-Ebingen, nördlich	Magerrasen	1	40,72	85,73
4	Schwäbische Alb	Ohnstetten, westl.	769	1	39,76	83,71
5	Oberschwaben	Unterzell, südlich	Kiesgrube Heide (Abb. 4.15)	1	39,67	83,52
6	Schwäbische Alb	Unterhausen, östl.	NEU6	1	38,70	81,47
7	Schwäbische Alb	Engstingen, süd-westl.	SC2	1	38,67	81,41
8	Schwäbische Alb	Undingen, nord-östl.	NEU7	1	38,57	81,20
9	Schwäbische Alb	Neufra, östl.	M322	1	38,35	80,74
10	Schwäbische Alb	Mahlstetten, westlich	NSG Kraftstein (Abb. 4.16)	1	38,26	80,55
11	Obere Gäue	Löffingen, westlich	NSG Kreuzbuck	1	38,17	80,36
12	Schwäbische Alb	Inneringen, süd-westl.	M351 (Abb. 4.16)	1	37,31	78,55
13	Schwäbische Alb	Inneringen, südl.	M352	1	37,31	78,55
14	Schwäbische Alb	Kettenacker, nördl.	M335	1	36,96	77,81
15	Schwäbische Alb	Oberstetten, süd-westl.	NEU8	1	36,89	77,66
16	Schwäbische Alb	Mägerkingen, nördl.	M127	1	36,76	77,39
17	Schwäbische Alb	Holzelfingen, östl.	M259	1	36,15	76,11
18	Schwäbische Alb	Erpfingen, westl.	M120	1	36,15	76,11
19	Schwäbische Alb	Kohlstetten, nördl.	M261	0	35,67	75,09
20	Schwäbische Alb	Hettingen, östl.	M328	1	35,65	75,05
21	Schwäbische Alb	Undingen, südl.	M118	1	35,53	74,80
22	Schwäbische Alb	Undingen, südl.	M119	1	35,40	74,53
23	Obere Gäue	Pföhren, nördlich	NSG Mittelmeß (Abb. 4.14)	1	35,35	74,42
24	Schwäbische Alb	Genkingen, süd-östl.	M116	1	35,28	74,27
25	Schwäbische Alb	Pfullingen, östl.	774	1	35,21	74,13
26	Schwäbische Alb	Honau, westl.	M265	1	35,18	74,06
27	Schwäbische Alb	Watteringen, nördlich	Alter Postweg	0 (1)	35,11	73,92
28	Schwäbische Alb	Trochtelfingen, östl.	M128	1	35,10	73,89
29	Schwäbische Alb	Öschingen, südl.	NSG Filsenberg (Abb. 4.16)	1	35,05	73,79
30	Albvorland	Entringen, nördl.	M200 (Abb. 4.13)	1	34,81	73,28
31	Schwäbische Alb	Mägerkingen, westl.	M314	1	34,69	73,03
32	Schwäbische Alb	Großengstingen, südl.	M213	1	34,69	73,03
33	Schwäbische Alb	Meidelstetten, westl.	M130	1	34,66	72,97
34	Schwäbische Alb	Stetten, südl.	1172	0	34,59	72,82
35	Oberschwaben	Wolfegg, östl.	Grünenberger Weiher	0	34,53	72,69
36	Schwäbische Alb	Kettenacker, nördl.	M336	0	34,44	72,51
37	Oberschwaben	Ilmensee, nördl.	S56	0 (1)	34,37	72,36
38	Oberschwaben	Pfullendorf, süd-westl.	M283	1	34,36	72,34
39	Schwäbische Alb	Honau, südl.	M262	1	34,29	72,19

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
40	Oberschwaben	Adrazhofen, nördlich	NSG Moosmühle	0	34,28	72,17
41	Schwäbische Alb	Gauselfingen, südl.	M320	1	33,94	71,45
42	Schwarzwald	Pfaffenweiler, nördlich	Magerrasen	1	33,89	71,35
43	Schwäbische Alb	Unterhausen, nord-östl.	776	1	33,75	71,05
44	Schwäbische Alb	Pfullingen, süd-östl.	775	1	33,75	71,05
45	Schwäbische Alb	Holzelfingen, nord-östl.	M260	0	33,72	70,99
46	Schwäbische Alb	Undingen, westl.	M117	0	33,72	70,99
47	Schwäbische Alb	Stetten, östl.	M129	1	33,58	70,69
48	Oberschwaben	Ellerzhofen, südlich	Bahnböschung	1	33,42	70,36
49	Schwäbische Alb	Egelfingen, östl.	M356	1	33,38	70,27
50	Schwäbische Alb	Emerfeld, nord-östl.	M353	1	33,38	70,27

Legende: Vorkommen: 1 = Art aktuell vorhanden, 0 = Art aktuell nicht vorhanden, (1) = Art ehemals vorhanden.
abs. = absolut, rel. = relativ.

In Hinblick auf die jeweiligen Bezugsräume müsste man nun erwarten, dass ihre Werte die aktuelle Besiedlungs- und Verbreitungssituation in der jeweiligen Region exakt darstellen. In der Tat lassen sich die Habitate in vier signifikant unterscheidbare Gruppen einteilen, die die aktuelle Gefährdung der Art widerspiegeln (Tab. 4.76). Deutlich am schlechtesten sind die Verhältnisse im Kraichgau und Neckarbecken, hierauf folgen Tauberland und Albvorland. Etwas zu positiv wird die Situation in Oberschwaben dargestellt, wo die Art mittlerweile deutlich seltener auftritt als in den Oberen Gäuen. Auf der Schwäbischen Alb ist der Zustand eindeutig am besten.

In besiedelten Habitaten sind die naturräumlichen Unterschiede deutlich weniger ausgeprägt. Die Situation stellt sich in Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb deutlich positiver dar als im Tauberland, in den Oberen Gäuen und im Kraichgau und Neckarbecken. Es fällt auf, dass gerade besiedelte Habitate in den warmen Regionen eine hohe Qualität aufweisen müssen, um überhaupt noch besiedelbar zu sein. Dies zeigt sich in den signifikanten Unterschieden zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* im Albvorland und im Kraichgau und Neckarbecken, jedoch auch in Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb.

Tab. 4.76: Klima- und Habitatqualität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 413)	Besiedelt (n = 140)	Unbesiedelt (n = 273)		
Albvorland	19,55 ^b \pm 5,2	27,67 ^{a, b} \pm 4,1	22,97 \pm 5,8	29,0	***
Kraichgau und NB	15,53 ^a \pm 4,2	27,11 ^a \pm 4,5	18,92 \pm 4,7	9,5	***
Obere Gäue	21,08 ^b \pm 5,0	22,23 ^a \pm 5,9	20,35 \pm 4,2	518,5	n.s.
Oberschwaben	27,02 ^c \pm 4,8	30,77 ^b \pm 3,6	25,87 \pm 4,6	175,0	***
Schwäbische Alb	31,65 ^d \pm 4,9	32,77 ^b \pm 4,1	28,71 \pm 5,7	660,5	**
Tauberland	18,71 ^{a, b} \pm 5,0	20,97 ^a \pm 5,1	16,69 \pm 4,1	23,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 5], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Die folgende Tabelle vergleicht nochmals Habitatqualität und Gesamt-Lebensraumqualität (unter Berücksichtigung der Klimafaktoren) in den untersuchten Bezugsräumen (Tab. 4.77). In Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb ist der Quotient zwischen Habitat- und Gesamt-Lebensraumqualität kleiner 1. Hier überwiegt die Einflusskraft klimatischer Parameter. Im Gegenteil dazu ist der Einfluss von Habitatparametern im Albvorland und vor allem im Kraichgau und Neckarbecken sowie im Tauberland hoch.

Tab. 4.77: Vergleich von Habitat- und Gesamt-Lebensraumqualität, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Habitatqualität	Ganzheitliche Lebensraumqualität	Habitatqualität/Lebensraumqualität
	Gesamt (n = 413)	Gesamt (n = 413)	
Albvorland	23,58 ± 6,1	19,55 ± 5,2	1,21
Kraichgau und NB	20,50 ± 4,3	15,53 ± 4,2	1,32
Obere Gäue	24,97 ± 5,6	21,08 ± 5,0	1,18
Oberschwaben	25,93 ± 5,5	27,02 ± 4,8	0,96
Schwäbische Alb	25,91 ± 5,4	31,65 ± 4,9	0,82
Tauberland	25,49 ± 6,1	18,71 ± 5,0	1,36

4.2 *Erebia aethiops*

4.2.1 Arealdynamik (Hypothese 1)

4.2.1.1 Literatursauswertung der Gesamtverbreitung

E. aethiops ist sibirisch-europäisch verbreitet. Ihre Vorkommen erstrecken sich vom nordwestlichen Großbritannien über Mittel- und Osteuropa (z.B. Balkan und Nordgriechenland (Rhodopen)) bis nach Sibirien und zum Altai (Abb. 4.26). Die nördliche Verbreitungsgrenze verläuft durch Ostfrankreich, Belgien, Luxemburg (verschollen) und weiter über Deutschland entlang einer Linie von der Eifel über das Weserbergland, den Ostharz, Brandenburg (verschollen), Mecklenburg-Vorpommern (verschollen), lokal bis zur Ostseeküste (verschollen) und von dort bis zum Baltikum und weiter ostwärts. Die südliche Verbreitungsgrenze verläuft über die Schweiz, Norditalien, den mittleren Balkan bis Nordgriechenland, Südrussland und weiter nach Osten (RETZLAFF & KINKLER 2004). Die Art fehlt sowohl im Mittelmeergebiet als auch in Nordeuropa (EBERT & RENNWALD 1991b, HUEMER 2004).

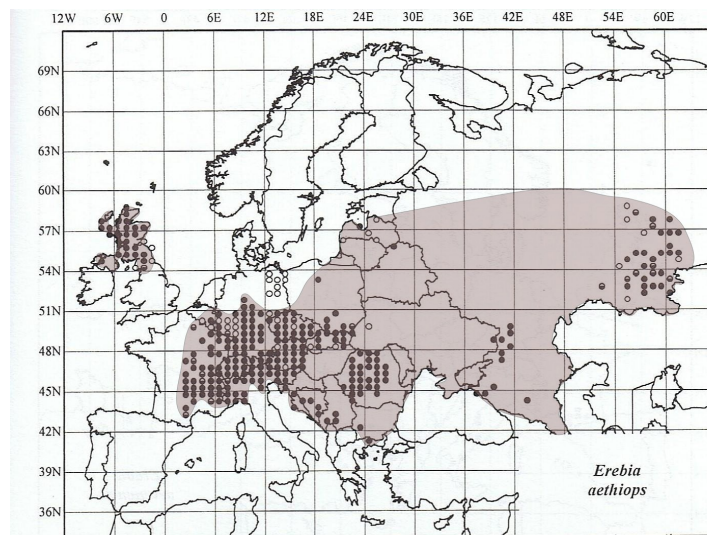


Abb. 4.26: Europäische Verbreitung von *E. aethiops*. Karte verändert nach TOLMANN & LEWINGTON (1998) und KUDRNA (2002).

4.2.1.2 Literatursauswertung der Verbreitung in Zentraleuropa

Großbritannien: Aktuell vor allem im schottischen Hügel- und Bergland verbreitet, aus den tieferen Lagen verschollen (FRANCO et al. 2006). In Nordengland nur noch zwei aktuelle Vorkommen vorhanden (KIRKLAND 2012).

Frankreich: Im Hügel- und Bergland von Zentral- bis Ostfrankreich vorkommend. Sehr selten außerdem in den Cévennen und selten im Lorraine. Gemeldet im Tarn. Im Elsaß im Maastal stark rückläufig (KINKLER 2005). *E. aethiops* fehlt in Nordwest- sowie in Südwestfrankreich und entlang der Küste (LAFRANCHIS 2000).

BeNeLux: In den Niederlanden nicht vorkommend (KINKLER 2005). In Belgien sehr selten auf Kalkböden, aktuell nur noch zwei Vorkommen in der Region Lesse-et-Lomme (Süd-Belgien: Wallonien) (GOFFART et al. 1999, LAFRANCHIS 2000, KINKLER 2005). In Luxemburg in den 1960er-Jahren ausgestorben (LAFRANCHIS 2000, KINKLER 2005).

Schweiz: *E. aethiops* gilt als die häufigste Mohrenfalter-Art der Schweiz und ist in allen Hauptgebieten

der Schweiz verbreitet (SONDEREGGER 2005). Ihre Häufigkeit wird dabei mit den geringen ökologischen Ansprüchen und ihr breites Spektrum an Wirtspflanzen erklärt (GONSETH 1987). Die höchste Dichte erreicht die Art in der montanen bis subalpinen Stufe der Alpen. Während *E. aethiops* im Jura und im höheren Mittelland deutlich im Rückgang begriffen ist, ist sie im tieferen Mittelland beinahe schon ausgestorben (GONSETH 1987, SBN 1987, SONDEREGGER 2005). So existiert im an das Bundesland Baden-Württemberg angrenzenden Kanton Thurgau nur noch ein einziges Vorkommen (ALTERMATT et al. 2006, HERRMANN 2009).

Österreich: In ganz Südtirol weit verbreitet und nur in der alpinen Stufe fehlend (HUEMER 2004). In Vorarlberg ebenfalls im montanen und subalpinen Bereich häufig vorkommend, jedoch fast keine Nachweise aus dem Montafon (AISTLEITNER 1999). Aus den direkt an Baden-Württemberg angrenzenden Regionen existieren aktuell keine Nachweise (REICHL 1992).

Italien: Im ligurischen Apennin und in den apuanischen und cottischen Alpen verbreitet (SONDEREGGER 2005).

Tschechien und Slowakei: Begleitart der tschechischen und slowakischen Laubwaldzone, früher stellenweise häufig (BELIN 1999); heutzutage jedoch stark rückläufig (SLAMOVA et al. 2011).

4.2.1.3 Literaturlauswertung der Verbreitung in Deutschland

E. aethiops ist in Deutschland vor allem im Süden verbreitet, vereinzelte Vorkommen erstrecken sich jedoch bis nach Norddeutschland. Aus Schleswig-Holstein und aus der Hansestadt Hamburg sind keine Nachweise der Art bekannt geworden. Im Folgenden soll ein kurzer Überblick über die besiedelten Bundesländer gegeben werden (vgl. Tab. 4.78).

Tab. 4.78: Rote Liste der drei *Erebia*-Arten in den deutschen Bundesländern nach SETTELE et al. (2005).

	SH	HH	MV	NI	ST	BE	BB	SN	TH	HE	NW	RP	SL	BW	BY
<i>Erebia medusa</i>	-	-	1/+	2/+	3/+	-/x	0/x	2/+	-/+	2/+	2/+	V/+	3/+	V/+	V/+
<i>Erebia aethiops</i>	-	-	0/0	2/+	2/+	-/x	0/+	R/+	3/+	2/+	1/+	1/+	0/x	V/+	V/+
<i>Erebia ligea</i>	-	-	-	V/+	3/+	-	-	-/+	-/+	3/+	2/+	2/+	-	V/+	V/+

Legende: Bundesländer: SH = Schleswig-Holstein, HH = Hansestadt Hamburg, MV = Mecklenburg-Vorpommern, NI = Niedersachsen, ST = Sachsen-Anhalt, BE = Berlin, BB = Brandenburg, SN = Sachsen, TH = Thüringen, HE = Hessen, NW = Nordrhein-Westfalen, RP = Rheinland-Pfalz, SL = Saarland, BW = Baden-Württemberg, BY = Bayern; Gefährdungskategorien: Vor Schrägstrich: Rote-Liste-Einstufung. Nach Schrägstrich: Vorkommen im Bundesland. - = kein Vorkommen, + = Vorkommen nach 1980, x = Vorkommen 1945-1980, o = Vorkommen vor 1945.

Mecklenburg-Vorpommern: Ausgestorben. Ehemals in diluvialen Sandlandschaften verbreitet (RETZLAFF & KINKLER 2004).

Niedersachsen: Stark gefährdet. Sehr lokale und individuenarme Populationen im Leine-Weserbergland, vielleicht auch noch am Südhazrand. Früher bis in den Hildesheimer Raum verbreitet (RETZLAFF & KINKLER 2004, CDL NIEDERSACHSEN 2009).

Sachsen-Anhalt: Stark gefährdet. Im Süden Sachsen-Anhalts angrenzend an die Thüringer Populationen verbreitet (KINKLER 2005).

Brandenburg/Berlin: Verschollen. Ehemals im östlichen Berliner Raum verbreitet, aktuell jedoch verschollen. Die letzten Nachweise datieren von 1979 (GELBRECHT et al. 1995, WEIDEMANN 1995).

Sachsen: Stark gefährdet. Nur acht bekannte Randvorkommen (KLAUSNITZER & REINHARDT 2006).

Thüringen: Gefährdet. Aktuell in Nordwest- und Mittelthüringen, im Mittleren Saaletal sowie in der Vorderrhön bis ca. 500 m NN verbreitet (THUST et al. 2006).

Hessen: Stark gefährdet. Im 19. Jahrhundert an trockenen, lichten Standorten überall verbreitet, heute nur noch wenige Vorkommen in den Mittelgebirgen in Nord- und Osthessen (BROCKMANN 1989). In Nordhessen zwischen dem Diemeltal und Kassel aktuell wohl nicht mehr vorkommend (RETZLAFF & KINKLER 2004).

Nordrhein-Westfalen: Vom Aussterben bedroht. Während Anfang der 1980er-Jahre noch 19 Fundstellen in Nordrhein-Westfalen und Rheinland-Pfalz bekannt waren (STAMM 1981), existieren aktuell nur noch zwei Vorkommen bei Warburg und Nettersheim (Urfttal) (FARTMANN 2004, KINKLER 2005, LEOPOLD 2006).

Rheinland-Pfalz: Vom Aussterben bedroht. Im Pfälzer Wald vereinzelt auf frischen Wiesen oberhalb 400 m NN, nur noch zwei Fundorte bekannt (KRAUS 1993, WEIDEMANN 1995). Eine Fundstelle im Nordpfälzer Bergland, eine andere Teilpopulation in einer ehemaligen Tongrube im Rheinhessischen Tafel- und Hügelland. Im Haardt-Gebirge in den 1980er-Jahren erloschen (SCHULTE et al. 2007).

Saarland: In den 1960er-Jahren ausgestorben (KINKLER 2005).

Bayern: Vorwarnliste. Im Alpenbereich die häufigste *Erebia*-Art, die aber im Vorland stellenweise bereits gefährdet ist (WEIDEMANN 1995, STETTNER et al. 2007). Daneben tritt *E. aethiops* in Bayern auf der Frankenalb, im Steigerwald und auf der Mainfränkischen Platte auf. Angrenzend an Baden-Württemberg existieren wenige Nachweise angrenzend an die Schwäbische Alb auf der Fränkischen Alb, im Unteren Illertal, auf der Adelegg und im Westallgäuer Hügelland (BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ 2001).

4.2.1.4 Literatursauswertung der Lebensräume

E. aethiops kann als mesophile Waldart bezeichnet werden, die sehr häufig im Übergangsbereich von Wald zu Offenland und in lichten Waldstrukturen angetroffen werden kann (EBERT & RENNWALD 1991b, WEIDEMANN 1995, SETTELE et al. 1999, SONDEREGGER 2005, LEOPOLD 2006). Im Folgenden sollen detaillierte Habitatbeschreibungen aus verschiedenen Regionen (Mittel-)Europas folgen, um das komplette Spektrum besiedelbarer Habitate abbilden zu können.

Tab. 4.79 soll einen Überblick über besiedelbare Habitate geben:

Tab. 4.79: Von *E. aethiops* besiedelte Habitattypen in Europa.

Habitat	Region
Saumreiche, verbuschte Halbtrockenrasen, Halbtrockenrasen-Böschungen, xerotherme Saumgesellschaften ^{1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 19, 20, 24, 26}	Mitteleuropa, Alpenregion
Offene und verbirkte Hochmoore, Niedermoore, Streuwiesenbrachen ^{1, 12, 16, 24, 29}	Mitteleuropa, Alpenregion, Nordwesteuropa
Lichte Laub(misch)wälder, Lichtungen und Schneisen innerhalb von Wäldern, Sturmwurfflächen, Kahlschläge, Offenstellen im Wald ^{1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 13, 15, 18, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 28, 30}	Mitteleuropa, Alpenregion
Lichte Kiefern-Trockenwälder, Pfeifengras-Kiefernwälder ^{3, 5, 6, 9, 10, 11, 14, 16, 17, 18, 19, 23, 25, 27, 29, 30}	Mitteleuropa, Alpenregion, Nordwesteuropa
Grundwassernahe Waldgesellschaften in Flusstälern, Au-, Bruch- und Sumpfwälder ^{1, 16, 19, 21}	Mitteleuropa, Alpenregion
Bergwiesen, Lärchenwiesen, alpine Grasheide oberhalb der Waldgrenze ^{1, 10, 19, 21}	Alpenregion
Lichte, luftfeuchte Nadelwälder ²¹	Alpenregion
Diluviale Sandlandschaften ¹⁸	Mitteleuropa

Legende: 1 = AISTLEITNER (1999), 2 = BELIN (1999), 3 = BUND NRW (2003), 4 = EBERT & RENNWALD (1991b), 5 = SCHULTE et al. (2007), 6 = FARTMANN (2004), 7 = FASEL (1984), 8 = GOFFART et al. (1999), 9 = HERRMANN (2009), 10 = HUEMER (2004), 11 = KINKLER (2005), 12 = KLAUSNITZER & RENIHARDT (2006), 13 = LAFRANCHIS (2000), 14 = LEOPOLD (2006), 15 = LIEBHEIT & SCHÄFER (1979), 16 = MEINEKE (1982), 17 = OCHSE & ROSENBAUER (2004), 18 = RETZLAFF & KINKLER (2004), 19 = SBN (1987), 20 = SETTELE et al. (1999), 21 = SONDEREGGER (2005), 22 = STETTNER et al. (2007), 23 = THUST et al. (2006), 24 = TOLMAN & LEWINGTON (1998), 25 = WEIDEMANN (1995), 26 = WOLF & ZIMMERMANN (1996), 27 = KARISCH (schriftl.), 28 = ZINNERT (1966), 29 = KIRKLAND (2012), 30 = SLAMOVA et al. (2012).

4.2.1.5 Literaturlauswertung der besiedelten Habitate in Europa

Österreich: *E. aethiops* wird in Südtirol als mesophile Waldart bezeichnet, die häufig im Nahbereich oder innerhalb lichter Wälder vorkommt. Besiedelt werden hier jedoch auch Halbtrockenrasen, Berg- und Talfettwiesen, Bergmagerwiesen, Lärchenwiesen, Walddückensysteme in Fichtenwäldern und warme Laubwälder. Die Habitate sind meist langgrasig (HUEMER 2004). In Vorarlberg kommt die Art an Waldsäumen, in Walddückensystemen und auf Schlagfluren, auf hochstaudenreichen Waldwiesen, in montanen, sich verbuschenden Kulturbrachen und auf Extensivweiden vor, vereinzelt noch in der alpinen Grasheide. Auch auf Pfeifengraswiesen der Rheinebene und im Bereich flussbegleitender Gehölzgesellschaften und an Flusssdämmen ist sie nachgewiesen (AISTLEITNER 1999).

Schweiz: In der Ebene ist *E. aethiops* in Auwäldern entlang größerer Flüsse mit kleinen Grünflächen und Hochstaudenfluren anzutreffen. Im Tessin kommt die Art in lockeren Kastanienwäldern vor, im Wallis und am Jurasüdfuß in Flaumeichenwäldern auf kleinen Grünflächen und entlang von Wegen. Häufig ist *E. aethiops* auch am Rande von Wäldern und auf Trockenrasen in Strauchgesellschaften anzutreffen. Diese Habitate können durch Wasserdruckstellen oder kleine Bäche auch etwas feuchter sein. Sehr häufig ist *E. aethiops* in höheren Lagen in extensiven Weiden mit Adlerfarn, der ähnliche Lebensbedingungen wie die Strauchgesellschaften bieten kann. In der montanen bis subalpinen Stufe ist die Art vorwiegend an Waldrändern auf Weiden und einschürigen Wiesen anzutreffen, außerdem in lichten Nadelwäldern häufig im Bereich von Wildbächen und Lawinenzügen verbreitet (SBN 1987, SONDEREGGER 2005). Oberhalb der Waldgrenze kommt *E. aethiops* noch an südexponierten Lokalitäten des Grünerlengürtels mit hohem

Grasbewuchs und in dichten hochgrasigen Weiden vor (SBN 1987, BISCHOF 1991). Im Kanton Thurgau existiert das letzte Vorkommen im Übergangsbereich von wechsellückigen Magerwiesen-Hängen und lichten Waldbereichen (HERRMANN 2009).

Frankreich: Besiedelt werden Kahlschläge und Lichtungen mit höherwüchsigen Gräsern, außerdem ist die Art in „Hochsteppen“ anzutreffen (LAFRANCHIS 2000).

Belgien: *E. aethiops* besiedelt Übergangsbereiche von Kalk-Magerrasen zu Wäldern, lichte und gräserreiche Kiefern-Aufforstungen und Kahlschläge innerhalb von Kiefernforsten (GOFFART et al. 1999).

Tschechien und Slowakei: Die Art ist auf lichten Waldwiesen in der Laubwaldzone anzutreffen (BELIN 1999). Dies sind häufig extensiv bewirtschaftete, zeitweise beweidete, lichte Wälder mit zahlreichen Offenstellen (SLAMOVA et al. 2012).

Nordwesteuropa (Schottland, Nordengland): *E. aethiops* besiedelt hier zum einen offene Kalkhänge mit versauerten Halbtrockenrasen und lichten Kiefernwäldern und zum anderen besonnte, sumpfige und grasige Offenflächen (KIRKLAND 2012).

4.2.1.6 Literaturschau der besiedelten Habitate in Deutschland

Mecklenburg-Vorpommern: Ehemals in diluvialen Sandlandschaften vorkommend, aktuell jedoch ausgestorben (RETZLAFF & KINKLER 2004).

Niedersachsen: Bekannt sind sehr lokale und individuenarme Populationen an Steilhängen mit Eichen-Buchen-Trockenwäldern (RETZLAFF & KINKLER 2004).

Sachsen-Anhalt: In oder am Rande lichter Kiefernwälder verbreitet (KINKLER 2005), außerdem in Bergbaufolgesellschaften und auf ehemaligen Truppenübungsplätzen vorkommend (KARISCH schriftl.).

Brandenburg: Ehemals in lichten, grasigen, blütenpflanzenreichen Kiefernwäldern bzw. deren Schneisen und Säumen, aktuell jedoch dort verschollen (WEIDEMANN 1995). Bei Berlin ehemals ebenfalls in lichten Orchideen-Kiefernwäldern auf basischen Sanden (LEOPOLD 2006).

Sachsen: Die randlichen Vorkommen existieren in feuchten Biotopen bis hin zu Mooren, aber evtl. auch in Heideflächen (KLAUSNITZER & REINHARDT 2006).

Thüringen: In sehr lichten, gräserdominierten Trockenwäldern (Kiefer/Eiche-Hainbuche) im Hügelland auf Kalkboden. Die Art meidet außerdem die feuchten, kühlen Gebirgslagen weitgehend und fehlt auch im Offenland (RETZLAFF & KINKLER 2004, THUST et al. 2006).

Hessen: Im 19. Jahrhundert an trockenen, lichten Standorten überall verbreitet (BROCKMANN 1989). Heute nur noch in zusammenhängenden Magerrasen mit einzelnen Gehölzen und flachgründigen Anuellenfluren einer ehemaligen Hutewirtschaft (Hörbacher Viehweide) (FASEL 1984). Außerdem in einem Biotopkomplex mit orchideenreichen Halbtrockenrasen und Buchenwald, Blaugrasrasen und Blaugras-Kiefernwäldern sowie Felspioniervegetation (SCHULTE et al. 2007).

Nordrhein-Westfalen: Vorkommen in lichten, grasdominierten Kalk-Kiefernwäldern und Lärchenbeständen mit eingestreuten Lichtungen, Schneisen, Waldwegen und Waldwiesen auf Kalkuntergrund (BUND NRW 2003, RETZLAFF & KINKLER 2004). Außerdem besiedelt *E. aethiops* voll besonnte (Kalk-)Trockenrasen in Kombination mit dem Halbschatten lichter Laubwälder (Niederwald, Eichelohwald, Mittelwald, Hutewald) (BUND NRW 2003). Im Diemeltal in lichten Aufwuchswäldern und auf Kahlschlägen (FARTMANN 2004). Im Urftal Charakterart lichtdurchfluteter, grasdominierter Wälder

(LEOPOLD 2006).

Rheinland-Pfalz: Im Pfälzer Wald vereinzelt auf frischen Wiesen oberhalb 400 m NN, jedoch nur noch an zwei Fundorten (WEIDEMANN 1995). Eine der letzten Fundstellen existiert in einem grünlandreichen, von Laubwald umgebenen Bachtal im Nordpfälzer Bergland. Die Art besiedelt hier feuchte Mähwiesen, Hochstaudenfluren und trockene, einschürig gemähte Waldsäume (SCHULTE et al. 2007).

Bayern: In trockenen oder feuchten, extensiv genutzten Lebensräumen im Bereich nährstoffärmerer und oft langgrasiger Waldsäume (STETTNER et al. 2007). Häufig auch am Saum lichter Kiefernbestände zu offenen Magerrasen zusammen mit *E. ligea*, nicht jedoch auf offenen Magerrasen (nördl. Frankenalb). Im südlichen Steigerwald an warm-luftfeuchten Säumen und auf engen Pfeifengras-Lichtungen von Eichenmischwäldern (WEIDEMANN 1995). Im westlichen Unterfranken vor allem in lichten, trockenen Kiefernbeständen des Maintals verbreitet (OCHSE & ROSENBAUER 2004).

Baden-Württemberg: Offene sonnige Waldwege, Waldränder und Lichtungen in Laubmischwäldern (ZINNERT 1966), angrenzende trockene oder feuchte Wiesen am Rande von Kahlschlägen sowie Hochstaudenfluren. Jedoch auch Trockenhänge (Wacholderheiden) am Rande eichenreicher Wälder sowie Ränder und Lichtungen in Trockenwäldern (Steppenheidewald). Am Kaiserstuhl ehemals auch in oder am Rande von Weinbergen (EBERT & RENNWALD 1991b). Im Tauberland an besonnten, nektarreichen Wegen mit krautreichen Böschungen und Säumen, die im oberen Hangbereich zwischen buschigen, artenreichen Trockenrasen und Schwarzkiefernheiden liegen (SCHULTE et al. 2007). In den oberschwäbischen Mooren (ehemals) auf trockenen Wegschneisen und Grabenböschungen in sekundär bewaldeten ehemaligen Torfstichgebieten. Außerdem in einem devastierten Hochmoor mit unterschiedlichen Pflanzenformationen (MEINEKE 1982). Im Allgäu in einem Waldbiotop im Flusstal mit Fichten-Buchen-Eschen-Mischwald, krautigen, distelbewachsenen Lichtungen und flussbegleitender Hartholzaue (GOLDSCHALT 1998). Im Schönbuch (Albvorland) auf Lichtungen, Waldwiesen und an Waldrändern (SCHÄFER 1980). In den Oberen Gäuen in versaumenden Magerrasen (WOLF & ZIMMERMANN 1996).

4.2.1.7 Literaturlauswertung der Höhenverbreitung

E. aethiops kann von Meereshöhe bis auf über 2000 m NN angetroffen werden (TOLMAN & LEWINGTON 1998). Bevorzugt werden jedoch eindeutig die mittleren und höheren Lagen der Mittelgebirge sowie die subalpine Stufe (z.B. in den Alpen). Im Alpengebiet (Österreich, Schweiz) ist die Art von 270 bis auf 2100 m NN verbreitet und vor allem zwischen 500 und 1200 m NN häufig (SBN 1987, AISTLEITNER 1999, HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005). In Frankreich kommt *E. aethiops* ebenfalls von 200 m NN bis in 1800 m Höhe vor (LAFRANCHIS 2000). In Deutschland befinden sich die meisten Vorkommen in den Mittelgebirgslagen (Thüringen, Rhön: 500 m NN; Hessen, Hörbacher Viehweide: 350 m NN; Nordrhein-Westfalen, Urfttal: 400 – 500 m NN, Weserbergland: 220-300 m NN; Rheinland-Pfalz: Pfälzerwald: 400–600 m NN, Nordpfälzer Bergland: 500–680 m NN; Baden-Württemberg, Oberschwaben: 500–600 m NN, Schwäbische Alb: 600–900 m NN, Tauberland: 250–400 m NN).

Ähnlich wie *E. medusa* ist auch *E. aethiops* aus zahlreichen tiefliegenden Regionen Norddeutschlands bereits verschwunden (Mecklenburg-Vorpommern, Niedersachsen: Hildesheimer Raum, Brandenburg, Baden-Württemberg: Kraichgau, Bodenseegebiet) (EBERT & RENNWALD 1991b, WEIDEMANN 1995, RETZLAFF &

KINKLER 2004, CDL Niedersachsen 2009). Ähnliche Beobachtungen gibt es auch aus der Schweiz, wo die Art im tieferen Mittelland fast verschwunden ist (SBN 1987, SONDEREGGER 2005, HERMANN 2009). Auch in Großbritannien hat sich *E. aethiops* während der letzten Jahrzehnte in das Hügel- und Bergland zurück gezogen und gilt dort deshalb als Indikator der globalen Erwärmung (KIRKLAND 2005).

4.2.1.8 Literaturoswertung des Entwicklungszyklus

Im Gegensatz zu *E. medusa* scheint *E. aethiops* selbst in den höheren Lagen einen einjährigen Entwicklungszyklus aufzuweisen (SONDEREGGER 2005). Demnach erfolgt die Überwinterung der nach 10-14 Tagen im August und September schlüpfenden Larven im ersten oder zweiten Stadium. Im 4. oder 5. Stadium erfolgt dann Anfang Juli die Verpuppung.

4.2.2 Literaturoswertung der Regionalverbreitung

E. aethiops ist aktuell noch am südlichen Oberrhein, im Tauberland, in den Keuperwaldbergen, im Albvorland, auf der Schwäbischen Alb, in den Oberen Gäuen und in Oberschwaben verbreitet. Die ehemaligen Populationen am nördlichen Oberrhein und im Kraichgau sind bereits erloschen. In der Kocher-Jagst-Region sind die Vorkommen seit über einem Jahrzehnt verschollen. In den Naturräumen Tauberland, Keuperwaldberge, Albvorland und Oberschwaben sind die Populationen stark rückläufig und teilweise vom Aussterben bedroht.

In der Folge soll die Historie des Rückgangs in den einzelnen Naturräumen detailliert aufgezeigt werden, um einen besseren Einblick in das Ausmaß der Entwicklung zu erhalten. Einen Überblick über die aktuelle Verbreitungssituation gibt Tab. 4.80. Im Anhang (Tab. 7.1) findet sich außerdem eine weitere Tabelle mit allen im Untersuchungszeitraum aufgesuchten (ehemals) besiedelten Habitaten.

Tab. 4.80: Naturräume Baden-Württembergs und deren historische und aktuelle Besiedlung durch *E. aethiops*.

Region	Naturraum 4. Ordnung	Vorkommen	Letztnachweis	Kontrolle
Südliche Oberrheinebene	Freiburger Bucht	4	1980	Nein
	Kaiserstuhl	13	1987	Ja (2011)
	Markgräfler Rheinebene	11	2011	Ja (2011)
Nördliche Oberrheinebene	Hardtebenen	1	1906	Nein
Kraichgau und Neckarbecken	Neckarbecken	2	1932	Nein
	Strom- und Heuchelberg	2	1955	Nein
	Kraichgau	14	1975	Ja (2012)
Tauber- und Bauland	Bauland	7	1983	Nein
	Tauberland	34	2011	Ja (2011)
Odenwald	Marktheidenfelder Platte	1	1982	Nein
Kocher-Jagst-Region	Kocher-Jagst-Ebenen	8	2000	Ja (2011)
Keuperwaldberge	Schurwald und Welzheimer Wald	1	1967	Ja (2011)
	Schwäbisch-Fränkische Waldberge	10	2011	Ja (2012)
Albvorland	Südwestliches Albvorland	5	2002	Nein

Region	Naturraum 4. Ordnung	Vorkommen	Letztnachweis	Kontrolle
	Östliches Albvorland	1	1997	Nein
	Schönbuch und Glemswald	17	2012	Ja (2012)
Obere Gäue	Obere Gäue Nordteil	25	2011	Ja (2011)
	Obere Gäue Südteil	16	2009	Ja (2009)
	Baar	7	2011	Ja (2011)
	Alb-Wutachgebiet	11	2011	Ja (2010)
Nordschwarzwald	Schwarzwald-Randplatten	1	1905	Nein
Südschwarzwald	Südöstlicher Schwarzwald	1	1958	Nein
	Hochschwarzwald	7 (nur eines glaubhaft)	1984	Nein
Ostalb	Riesalb	1	1971-1988	Nein
	Lonetal-Flächenalb	7	2007	Nein
	Albuch und Härtsfeld	76	2012	Ja (2012)
Mittlere Alb	Mittlere Flächenalb	118	2012	Ja (2012)
	Mittlere Kuppenalb	90	2012	Ja (2011)
Westalb	Randen	2	2011	Nein
	Hegualb	6	2010	Ja (2010)
	Baaralb und Oberes Donautal	43	2011	Ja (2011)
	Hohe Schwabenalb	34	2012	Ja (2012)
Nördliches Oberschwaben	Riß-Aitrach-Platten	1	1928	Nein
	Donauried	1	1971-1988	Nein
	Donau-Ablach-Platten	9	2012	Ja (2012)
	Oberschwäbisches Hügelland	16	2007	Ja (2012)
	Unteres Illertal	10	2011	Ja (2011)
Allgäu und Adelegg	Adelegg	11	2011	Ja (2011)
	Westallgäuer Hügelland	6	2011	Ja (2011)
Bodenseeregion	Bodenseebecken	7	1987	Ja (2010)
	Hegau	8	1991	Ja (2010)

Legende: Vorkommen = Anzahl der jemals im jeweiligen Naturraum bekannt gewordenen Populationen; Kontrolle = Naturraum wurde auf aktuelle Vorkommen der Art kontrolliert (Ja), Angabe mit Jahreszahl der letzten Begehung.

4.2.2.1 Südliche Oberrheinebene

Am südlichen Oberrhein war *E. aethiops* ehemals in den Naturräumen Freiburger Bucht, Kaiserstuhl und Markgräfler Rheinebene verbreitet (Tab. 4.80). Heutzutage kommt die Art nur noch in der Markgräfler Rheinebene vor. Bei Freiburg flog *E. aethiops* zumindest bis 1980 in den ehemaligen Mittelwäldern (Freiburger Mooswald), seitdem wurden jedoch keine neueren Nachweise mehr bekannt und es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Vorkommen erloschen sind (ZINNERT 1966, TREIBER 2003). In neuerer Zeit wurde die Mittelwaldnutzung im Opfinger Mooswald wieder aufgenommen (COCH & BAUERFEIND 2002). Etwa zu gleicher Zeit (um 1987) verschwand die Art auch vom Kaiserstuhl. Aufgrund des ausgezeichneten

Kartierstandes in dieser Region ist es sehr unwahrscheinlich, dass aktuelle Vorkommen der Art am Kaiserstuhl noch existieren. *E. aethiops* flog hier früher auf Lichtungen, an Waldrändern und in lockerem Gebüsch der Eichen-Hainbuchen- und Orchideen-Buchen-Wälder und auf angrenzenden Fettwiesen. So etwa einzeln auf der Amolterer Heide bei Schelingen und sehr zahlreich im Liliental, bei Kiechlingsbergen und am Hochkamm zwischen Ihringen und Achkarren (ZINNERT 1966). In der Markgräfler Rheinebene ist die Art in einem eng begrenzten Gebiet (drei Fundorte) bei Hartheim und Grißheim verbreitet (MTB 8011 und 8111). Bekannt ist vor allem das NSG Käfigeckengrund, das mittelwaldartig bewirtschaftet wird und aufgrund dieser traditionellen Waldnutzungsform zahlreichen gefährdeten Arten wie dem Gelbringfalter (*Lopinga achine*), dem Braunen Eichen-Zipfelfalter (*Satyrium ilicis*), dem Weißen Waldportier (*Brintesia circe*), dem Blaukernauge (*Minois dryas*) oder eben *E. aethiops* Lebensraum bietet. Neben diesen mittelwalartigen Strukturen besiedelt *E. aethiops* auch lichte, gräserreiche Kiefernwälder und deren Saumstrukturen, so etwa bei Hartheim. In weiteren (ehemals) besiedelten Habitaten konnte die Art 2011 nicht mehr nachgewiesen werden, sodass auch in dieser Region ein leichter Rückgang dokumentiert ist. Aufgrund des großräumig und in guter Verknüpfung vorhandenen Habitatpotentials am südlichen Oberrhein wäre eigentlich eine weitere Verbreitung und ein häufigeres Auftreten von *E. aethiops* in dieser Region zu erwarten gewesen.

4.2.2.2 Nördliche Oberrheinebene

Aus der nördlichen Oberrheinebene existiert nur ein Einzelnachweis aus den Hardtebenen bei Karlsruhe (MTB 6916) vom Beginn des 20. Jahrhunderts (Tab. 4.80). In dieser Region sowie am gesamten mittleren Oberrhein war *E. aethiops* schon seit Beginn der Aufzeichnungen sehr selten bzw. nicht vorhanden.

4.2.2.3 Kraichgau und Neckarbecken

In dieser Region war *E. aethiops* ehemals im Kraichgau, im Neckarbecken und im Strom- und Heuchelberg verbreitet (Tab. 4.80). Aus dem Neckarbecken liegen nur zwei Nachweise vor, zuletzt wurde die Art hier in den 1930er-Jahren nachgewiesen. Ebenfalls nur zwei Nachweise wurden vom Strom- und Heuchelberg bekannt, letzte Nachweise stammen aus den 1950er-Jahren. In beiden Naturräumen ist *E. aethiops* mittlerweile mit Sicherheit erloschen. Dagegen war die Art im Kraichgau durchaus weiter verbreitet und wurde in der Region Pfintztal, Königsbach-Stein und Nöttingen (MTB 6917 und 7017) über Jahrzehnte regelmäßig nachgewiesen. Letzte Nachweise aus dieser Region stammen von Mitte der 1970er-Jahre, heutzutage ist *E. aethiops* auch dort erloschen. Vergleiche von Habitatfotos der Fundorte bei Königsbach-Stein aus den 1960er-Jahren mit der aktuellen Habitatstruktur belegen den großflächigen Verlust geeigneter Lebensräume in Form von mageren Waldwegsäumen, Kahlschlägen und Offenstellen im Wald (Abb. 4.27).



Abb. 4.27: Ehemaliger Fundort (Foto: H.-P. Deuring) von *E. aethiops* bei Bilfingen im Kraichgau. Auf der mageren Kahlschlagsfläche flog die Art Mitte der 1960er-Jahre regelmäßig (DEURING, schriftl.). Heutzutage sind in diesem Waldgebiet aufgrund der Hochwaldnutzung keine geeigneten Habitate mehr vorhanden.

4.2.2.4 Tauber- und Bauland

In dieser Region war bzw. ist *E. aethiops* sowohl im Naturraum Bauland als auch im Tauberland verbreitet (Tab. 4.80). Im Bauland wurde die Art in der an das Tauberland angrenzenden Region (MTB 6322 und 6422) bis etwa Mitte der 1980er-Jahre nachgewiesen. Seitdem wurden keinerlei neuere Nachweise aus dem Bauland bekannt und es ist wahrscheinlich, dass *E. aethiops* in diesem Naturraum mittlerweile erloschen ist. Deutlich weiter verbreitet war die Art dagegen an den saumreichen Halbtrockenrasen-Hängen und in den lichten Kiefernwäldern des Tauberlandes. Zahlreiche Nachweise liegen aus dieser Region vor, einige von diesen (ca. zehn) sind noch aktuell. Die Mehrheit der ehemaligen Fundorte ist jedoch mittlerweile verwaist und die noch bestehenden Vorkommen sind meist klein und individuenarm. Angesichts des im Tauberland vorhandenen Habitatpotentials und der guten Verknüpfung der einzelnen Habitate untereinander wäre eigentlich eine weitere Verbreitung von *E. aethiops* in diesem Naturraum zu erwarten gewesen.

4.2.2.5 Odenwald

Aus dem Odenwald wurde nur ein einziger Nachweis von der Marktheidenfelder Platte vom Beginn der 1980er-Jahre bekannt (Tab. 4.80). Es handelt sich hierbei um ein randliches Vorkommen des angrenzenden Tauberlandes. Ansonsten fehlen jegliche Aufzeichnungen über ein Vorkommen von *E. aethiops* im Odenwald. Heutzutage dürfte die Art in diesem Naturraum nicht mehr vorkommen.

4.2.2.6 Kocher-Jagst-Region

In dieser Region kam *E. aethiops* nur in den Kocher-Jagst-Ebenen und hier fast ausschließlich im Jagsttal vor (Tab. 4.80). Neben einem Nachweis im Norden der Kocher-Jagst-Ebenen (MTB 6524), der noch zu den angrenzenden Populationen des Tauberlandes zu rechnen ist, war die Art vor allem bei Dörzbach, Ailringen und Mulfingen (MTB 6623, 6624, 6625) verbreitet. Sie flog hier an strukturreichen, versaumten Halbtrockenrasen-Hängen, die den Habitaten des Tauberlandes ähneln. Die letzten Nachweise aus dem Jagsttal stammen aus dem Jahre 2000, weshalb 2011 nochmals intensiv nach *E. aethiops* gesucht wurde. Leider konnte die Art weder im wohl ehemals besten Fluggebiet bei Mulfingen im Rötelbachtal noch an

den mageren Waldsäumen bei Ailringen oder den Halbtrockenrasen bei Dörzbach nachgewiesen werden. Deshalb muss *E. aethiops* aktuell im Jagsttal und damit in der gesamten Kocher-Jagst-Region als ausgestorben gelten. Der schlechte Kartierstand in dieser Region und das noch junge Datum des letzten Nachweises im Jagsttal lassen jedoch hoffen, dass die Art in individuenarmen Restpopulationen eventuell doch noch irgendwo überlebt hat.

4.2.2.7 Keuperwaldberge

In dieser Region war bzw. ist *E. aethiops* im Schurwald und Welzheimer Wald sowie in den Schwäbisch-Fränkischen Waldbergen verbreitet (Tab. 4.80). Aus dem Schurwald und Welzheimer Wald existiert lediglich ein einziger Nachweis aus dem Bärenbachtal bei Urbach (MTB 7123) aus der Zeit Mitte der 1960er-Jahre. Dieses Habitat wurde 2011 kontrolliert, ist jedoch auch strukturell nur noch bedingt für *E. aethiops* geeignet, weshalb das aktuelle Fehlen der Art zu erwarten war. Einen Hinweis darauf, dass das Bärenbachtal früher deutlich weniger eutroph, struktureicher und lichter war, könnte das in EBERT & RENNWALD (1991b) dokumentierte ehemalige Vorkommen des Gelbringfalters (*Lopinga achine*) in diesem Tal geben. Deutlich mehr Nachweise existieren aus den Schwäbisch-Fränkischen Waldbergen. Vor allem in der Region um Schwäbisch Hall (MTB 6824 und 6924), jedoch auch bei Sulzbach a. K. (MTB 7025), bei Kammerstatt (MTB 6925) und bei Unterspeltbach (MTB 6926) war *E. aethiops* früher verbreitet. Aktuell besiedelt ist hiervon lediglich das schon für *E. medusa* erwähnte ehemalige Militärgelände Altspöck bei Schwäbisch Hall (MTB 6924). Auf den lichten und gräserreichen Offenflächen im Wald tritt die Art noch häufig auf, scheint jedoch nicht in der Lage zu sein benachbarte Sturmwurfflächen zu besiedeln, weshalb ihr Vorkommen sehr begrenzt ist. Dagegen sind die ehemaligen Fundorte bei Kammerstatt (Treibsee und Rottal) ebenso verwaist wie der Senzenberg und das Eisbachtal bei Sulzbach a. K. Aufgrund der ungenauen Fundortangabe (es existiert nur die Ortsangabe „Unterspeltbach“) konnte das zuletzt 1993 in zehn Exemplaren nachgewiesene Vorkommen bei Unterspeltbach nicht kontrolliert werden. Aufgrund des ebenfalls schlechten Kartierstandes in dieser Region wären Wieder- bzw. Neunachweise an geeigneten Standorten denkbar.

4.2.2.8 Albvorland

Im Vorland der Schwäbischen Alb war bzw. ist *E. aethiops* vor allem im zentralen Bereich des Albvorlandes verbreitet (Tab. 4.80). Aus dem Östlichen Albvorland ist lediglich ein neuerer Nachweis von 1997 belegt, wo die Art bei Aalen (MTB 7126) individuenreich nachgewiesen wurde. Der Fundort liegt jedoch schon in nächster Nähe zur Ostalb und ist deshalb als randlich einzustufen. Im südwestlichen Albvorland ist *E. aethiops* zumindest bis 2002 nachgewiesen und kam im Großraum Balingen entlang von mageren Waldsäumen vor (MTB 7618, 7718, 7719). Im Naturraum Schönbuch und Glemswald kam *E. aethiops* ehemals häufig vor. Zahlreiche Nachweise belegen eine ehemals recht flächendeckende Verbreitung der Art in diesem waldreichen Naturraum. So kam sie sowohl am Schönbuch-Südwesthang (Spitzberg) als auch in den Tälern des Schönbuchs (Goldersbachtal, Mahdenbachtal, Hölzertal) und vor allem auf dem Böblinger Standortübungsplatz vor (MTB 7320, 7419, 7420). Während die Nachweise vom Spitzberg schon sehr lange zurückliegen (1928), ist *E. aethiops* zumindest bis Mitte der 1990er-Jahre im Mahdenbachtal nachgewiesen; jedoch bemerkte schon SCHÄFER (1980), dass die auf Lichtungen,

Waldwiesen und an Waldrändern fliegende Art von Jahr zu Jahr seltener wird. Auch HEIN (1985) traf sie nur ganz vereinzelt an. Nach 1995 stammen alle folgenden Belege vom Böblinger Standortübungsplatz, wo die Art an mindestens fünf Orten nachgewiesen werden konnte. Heute ist sehr wahrscheinlich (nicht alle Fundorte sind zugänglich) nur noch ein Vorkommen an der Kaisereiche existent, obwohl im weiteren Umfeld strukturell geeignete Habitate vorhanden sind. Da auch der letzte Standort von Sukzession bedroht ist, ist ohne geeignete Pflegemaßnahmen mit einem baldigen Erlöschen von *E. aethiops* im Naturraum Schönbuch und Glemswald zu rechnen.

4.2.2.9 Obere Gäue

In dieser Region ist *E. aethiops* vor allem im Südteil der Oberen Gäue, auf der Baar und im Alb-Wutach-Gebiet verbreitet (Tab. 4.80). Im nördlichen Teil der Oberen Gäulandschaften ist die Art selten bzw. bereichsweise (Heckengäu) erloschen. Aus dem Heckengäu existiert nur ein Nachweis (MTB 7319) aus dem Zeitraum von 1971-1988 (vgl. EBERT & RENNWALD, 1991b). Aktuelle Vorkommen befinden sich dagegen etwas weiter östlich bei Gültlingen (MTB 7318). Von dort ist eine individuenarme Population nachgewiesen, die nach 2009 auch 2011 (nicht jedoch 2010) bestätigt werden konnte. Aufgrund des großen Habitatpotentials in dieser Region wäre eine weitere Verbreitung der Art zu erwarten gewesen. Ebenfalls verschwunden ist *E. aethiops* vom NSG Büchelberg bei Münklingen (MTB 7218, Letztnachweis zwischen 1951 und 1970) und weiter süd-westlich aus der Region um Haiterbach (MTB 7417, Haiterbacher Heckengäu und NSG Egenhäuser Kapf). WOLF & ZIMMERMANN (1996) konnten noch in den Jahren 1994 und 1995 63 Nachweise aus dem NSG Egenhäuser Kapf und acht Nachweise aus dem Haiterbacher Heckengäu von versaumenden Halbtrockenrasen erbringen. Kontrollen in den Jahren 2010 und 2011 blieben jedoch erfolglos. Besser besiedelt sind dagegen die saumreichen Halbtrockenrasen-Hänge und lichten Kiefernwälder bei Unterschwandorf, Nagold, Gündringen (MTB 7418), Horb und Bad Imnau (MTB 7518). *E. aethiops* ist jedoch an diesen Standorten keinesfalls häufig, sondern nur vereinzelt an den strukturell am besten geeigneten Stellen anzutreffen. Nicht-Nachweise in einigen dieser Habitate lassen vermuten, dass die Art in diesem Bereich der Oberen Gäue ebenfalls rückläufig ist. Auch in der Region um Haigerloch (MTB 7519 und 7619) konnten keinerlei neue Nachweise erbracht werden. So fehlt die Art mittlerweile etwa im Starzeltal im NSG Kapfhalde bei Bietenhausen (MTB 7519). Deutlich weiter verbreitet und häufiger, jedoch aufgrund des schlechten Kartierstandes durch recht wenige Nachweise belegt, ist *E. aethiops* dagegen im Südteil der Oberen Gäue sowie auf der Baar und im Alb-Wutach-Gebiet. Die Populationen in dieser Region haben Kontakt zu den individuenstarken Vorkommen auf der Westalb. Bei Löffingen (MTB 8116) fliegt die Art im NSG Kreuzbuck entlang von saumreichen Heckenstrukturen sogar im Offenland.

4.2.2.10 Nordschwarzwald

Im eigentlichen Nordschwarzwald fehlt *E. aethiops* komplett. Der zu den Schwarzwald-Randplatten zu rechnende Nachweis im Rittnertwald bei Karlsruhe (MTB 7016) vom Beginn des 20. Jahrhunderts ist als randlich einstrahlend zu rechnen und hatte Kontakt mit den ehemaligen Populationen im Kraichgau und am nördlichen Oberrhein. Heutzutage ist die Art dort mit Sicherheit ausgestorben (Tab. 4.80).

4.2.2.11 Südschwarzwald

Nachweise von *E. aethiops* sind aus dem Hochschwarzwald und aus dem Südöstlichen Schwarzwald bekannt (Tab. 4.80). Aus dem Südöstlichen Schwarzwald existiert nur ein Einzelnachweis aus der Umgebung von Tannheim (MTB 7916) aus der Zeit Ende der 1950er-Jahre. Aufgrund der Nähe des Fundortes zur von *E. aethiops* besiedelten Baar kann dieser Nachweis als glaubhaft gelten. Im restlichen Südöstlichen Schwarzwald fehlt die Art. Aus dem Hochschwarzwald existieren mehrere Meldungen von *E. aethiops*, die meisten sind jedoch auf Verwechslungen mit *E. ligea* oder *E. meolans* zurück zu führen. Gesichert sind dagegen die Nachweise aus dem weit in den Hochschwarzwald hinein reichenden Wutach-Tal (MTB 8114 und 8115), das von kalkreichem Untergrund (Muschelkalk) geprägt ist.

4.2.2.12 Ostalb

Von der östlichen Schwäbischen Alb ist *E. aethiops* aus den Naturräumen Albuch und Härtsfeld, Lonetal-Flächenalb und Riesalb nachgewiesen (Tab. 4.80). Von der Riesalb wurde nur ein einziger Nachweis im Zeitraum zwischen 1971 und 1988 bekannt (vgl. EBERT & RENNWALD, 1991b). Etwas weiter verbreitet, jedoch recht selten ist die Art auf der Lonetal-Flächenalb. Die letzten Nachweise datieren von 2007, sind aber wahrscheinlich noch aktuell (HEINZE, WAGNER, schriftl.). Weit verbreitet ist *E. aethiops* dagegen im Naturraum Albuch und Härtsfeld. Zahlreiche aktuelle Nachweise dokumentieren die eng verknüpften Vorkommen in dieser gut kartierten Region. Am Nordrand des Naturraumes (MTB 7126 und 7127) ist die Art jedoch ebenfalls schon deutlich rückläufig und konnte 2012 an zahlreichen ehemaligen Standorten nicht mehr nachgewiesen werden. Während die Bestände im zentralen Bereich des Naturraumes Albuch und Härtsfeld noch weitgehend konstant sind, sind die Populationen der Lonetal-Flächenalb deutlich rückläufig (WAGNER, schriftl.).

4.2.2.13 Mittlere Alb

E. aethiops ist auf der Mittleren Kuppen- und Flächenalb weit verbreitet und häufig (Tab. 4.80). Zahlreiche Nachweise belegen ein nahezu geschlossenes Verbreitungsbild über weite Bereiche der mittleren Albhochfläche. Allein am nördlichen Albtrauf und auf den der Alb vorgelagerten Zeugenbergen in der Umgebung Neuffen, Hausen a. d. Fils und Bad Ditzgenbach (MTB 7422, 7423, 7424) scheint die Art komplett zu fehlen. Auch etwas weiter süd-westlich fehlt *E. aethiops* stellenweise am Albtrauf oder ist zumindest sehr selten.

4.2.2.14 Westalb

Auf der westlichen Albhochfläche ist *E. aethiops* in den Naturräumen Baar und Oberes Donautal, Hohe Schwabenalb, Hegualb und Randen verbreitet (Tab. 4.80). Aus dem Randen existieren nur zwei, jedoch recht aktuelle Nachweise aus der Umgebung von Blumberg und Merishausen (MTB 8217). Die Art ist in dieser Region auch noch ganz vereinzelt auf schweizerischer Seite anzutreffen (HERRMANN 2009). Die Hegualb wird nur im nördlichen Grenzbereich zur Baaralb besiedelt. Die Vorkommen sind teilweise noch aktuell, jedoch rückläufig und bereichsweise schon erloschen. Dagegen ist *E. aethiops* im Naturraum Baaralb und Oberes Donautal weit verbreitet und meist häufig. Gut besiedelt ist beispielsweise die Region um Geisingen a. d. Steige, Immendingen und Blumberg (MTB 8017, 8117,

8018), von wo zahlreiche aktuelle Nachweise vorliegen. Auch auf der eher unterkartierten Hohen Schwabenalb ist *E. aethiops* weit verbreitet und konnte in den meisten Probeflächen angetroffen werden.

4.2.2.15 Nördliches Oberschwaben

In dieser Region war *E. aethiops* ehemals in den Naturräumen Donau-Ablach-Platten, Donauried, Oberschwäbisches Hügelland, Riß-Aitrach-Platten und Unteres Illertal verbreitet (Tab. 4.80). Aus dem Donauried und von den Riß-Aitrach-Platten liegen nur Einzelnachweise vor. So existiert aus dem Donauried (MTB 7527) ein Nachweis aus dem Zeitraum von 1971 bis 1988 (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b). Im bayerischen Teil des Donaurieds (MTB 7526) kam *E. aethiops* zumindest bis zur Jahrtausendwende auf Brennen im Donautal vor. Spätere Kontrollen blieben jedoch erfolglos (HEINZE, schriftl.). Auf den Riß-Aitrach-Platten wurde *E. aethiops* nur einmal Ende der 1920er-Jahre bei Ummendorf/Fischbach (MTB 7925) nachgewiesen. Das Vorkommen ist heutzutage mit Sicherheit erloschen. Auch auf den Donau-Ablach-Platten ist die Art nur stellenweise vorhanden. Ein regelmäßig belegter Fundort war bis Ende der 1970er-Jahre das Federseegebiet. Hier trat *E. aethiops* entlang von trockenen Wegschneisen und Grabenböschungen in sekundär bewaldeten ehemaligen Torfstichgebieten auf (MEINEKE 1982). Alle durchgeführten Begehungen im Federseebecken blieben erfolglos. Aktuell sind dagegen die als randlich einzustufenden Populationen am südlichen Albtrauf bei Messkirch und bei Mörsingen (MTB 7822 und 7920). Deutlich weiter verbreitet war *E. aethiops* im Oberschwäbischen Hügelland. Vor allem im Altdorfer Wald (MTB 8124) wurde die Art regelmäßig von mehreren Fundstellen gemeldet. Die Nachweise wurden jedoch über die Jahrzehnte immer spärlicher bis - etwa zur Jahrtausendwende - nur noch ein einziger Fundort, das NSG Weißenbronnen, besiedelt war. Von dort datieren die letzten Nachweise aus dem Jahre 2007. Von 2009 bis 2011 konnte *E. aethiops* an diesem Fundort nicht mehr bestätigt werden. Somit müssen auch die Populationen im Altdorfer Wald und damit im gesamten Oberschwäbischen Hügelland als ausgestorben gelten. Als weiterer, auch aktuell noch besiedelter Naturraum des nördlichen Oberschwabens bleibt das Untere Illertal. Hier sind auf baden-württembergischer Seite zwei kleine, direkt benachbarte Vorkommen auf Auwald-Brennen wenige Meter von der Iller entfernt bekannt (MTB 7926). Diese sind akut von Sukzession bedroht und bedürfen unbedingt umfangreicher Pflegemaßnahmen. Auf bayerischer Seite der Iller ist *E. aethiops* in einem Waldgebiet bei Brunnen noch individuenreich vertreten (MTB 8026). Es handelt sich um einen lichten, strukturreichen Auwald, der auch Vorkommen von *E. ligea* und des vom Aussterben bedrohten Gelbringfalters (*Lopinga achine*) beherbergt.

4.2.2.16 Allgäu und Adelegg

In dieser Region ist *E. aethiops* im Westallgäuer Hügelland und auf der Adelegg verbreitet (Tab. 4.80). Auf der Adelegg kommt die Art auch noch aktuell, jedoch nur vereinzelt in den Tobeln vor (MTB 8226). Wahrscheinlich ist *E. aethiops* in diesem Naturraum nur aufgrund der guten klimatischen Eignung überhaupt noch anzutreffen, da geeignete lichte Waldhabitate kaum noch existieren. Im Vergleich zu *E. ligea* ist *E. aethiops* auf der Adelegg die deutlich weniger verbreitete und seltenere Art. Auch im Westallgäuer Hügelland ist *E. aethiops* an zwei Stellen noch aktuell nachgewiesen. Es handelt sich hierbei

um Offenstellen am Südhang des Argentals bei Wangen i. A. (MTB 8225). Beide Vorkommen sind jedoch individuenarm und durch Sukzession akut vom Aussterben bedroht. Nach GOLDSCHALT (1998) war *E. aethiops* im Argen-Tal schon immer seltener als *E. ligea*. Nur wenige weitere Nachweise wurden ansonsten aus dem Westallgäuer Hügelland bekannt, diese sind jedoch höchstwahrscheinlich nicht mehr aktuell. Damit sind auch die Populationen in diesem Naturraum auf ein Minimum geschrumpft und akut vom Aussterben bedroht.

4.2.2.17 Bodenseeregion

Am Bodensee war *E. aethiops* ehemals in den Naturräumen Hegau und Bodenseebecken vertreten (Tab. 4.80). Aus dem Bodenseebecken existieren mehrere Meldungen aus Wäldern um Tettnang und Ravensburg (MTB 8223, 8321, 8323), die bis zum Ende der 1980er-Jahre reichen. Seitdem gilt die Art aus dem Bodenseebecken als verschollen und konnte 2010 in diesem Naturraum nicht wieder bestätigt werden. Im Hegau war *E. aethiops* sowohl im nördlichen an die Hegualb angrenzenden Bereich als auch am Hohentwiel bei Singen (MTB 8218) und Bodensee selbst (MTB 8120 und 8220) verbreitet. Während sie am Hohentwiel schon während der 1920er-Jahre verschwand, ist die Art vom Bodensee bis Ende der 1980er-Jahre bei Dingelsdorf (MTB 8220) belegt. Noch länger hielt sich *E. aethiops* am nördlichen Rand des Hegaus im NSG Hohenhewen bei Welschingen (MTB 8118). Von dort ist sie bis 1991 nachgewiesen, mehrmalige Kontrollen im Jahre 2010 belegen jedoch auch hier ihr Aussterben. Damit muss *E. aethiops* aktuell in der gesamten Bodenseeregion als erloschen angesehen werden.

4.2.3 Literaturoswertung der Arealregression von *E. aethiops* in Baden-Württemberg (Hypothese 1)

Die in der Folge abgebildeten Verbreitungskarten wurden auf Grundlage von insgesamt 1037 Fundmeldungen für *E. aethiops* erstellt. Fast alle Nachweise liegen quadrantengenau vor und reichen vom Beginn des 19. Jahrhunderts bis in das Jahr 2012. Die Meldungen entstammen mehrheitlich der Landesdatenbank des Naturkundemuseums Karlsruhe, zudem sind zahlreiche Literaturmeldungen sowie Nachweise von Privatpersonen und eigene Funde eingearbeitet.

4.2.3.1 Phänologie/Flugzeit

Bis 1990 flog *E. aethiops* etwa ab der zweiten Julihälfte und dann den ganzen August hindurch (Abb. 4.28). Außerhalb der Schwäbischen Alb war das Flugzeit-Maximum Ende Juli/Anfang August erreicht, in den Höhenlagen häufig erst in der zweiten Augushälfte. Nachweise vom September waren seit jeher spärlich. Das früheste Flugdatum war der 02.07.1971 in den Keuperwaldbergen. Auf der Schwäbischen Alb wurde *E. aethiops* noch am 20.09.1987 beobachtet.

Ab 1990 erreichte die Art häufig schon Mitte bis Ende Juli ihr Flugmaximum, war jedoch vor allem auf der Schwäbischen Alb auch noch in der ersten Augushälfte häufig anzutreffen (Abb. 4.29). In der zweiten Augushälfte nahm die Individuenzahl bereits merklich ab. Vom September existieren wiederum nur ganz vereinzelte Meldungen. Das früheste Funddatum war der 03.07.2006 in der südlichen Oberrheinebene. Der phänologisch späteste Nachweis kommt aus dem Baar-Wutach-Gebiet vom 10.09.2010.

Die Flugzeit von *E. aethiops* hat sich also leicht, aber signifikant ($p \leq 0,05$) nach vorne verlagert. Die

Verschiebungen sind aber für die Spätsommer-Art weniger stark als bei der Frühsommer-Art *E. medusa*.

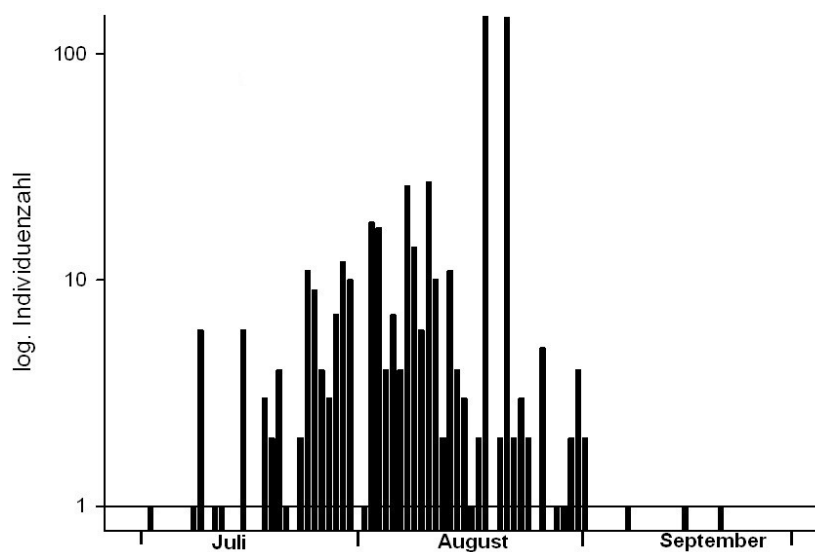


Abb. 4.28: Flugzeit von *E. aethiops* bis zum Jahre 1990. Die Flugzeit erstreckt sich hauptsächlich auf die zweite Juli-Hälfte und den August. n = 575. Quellen: Eigenes Datenarchiv mit Meldungen der Landesdatenbank Schmetterlinge (Karlsruhe) und von Privatpersonen.

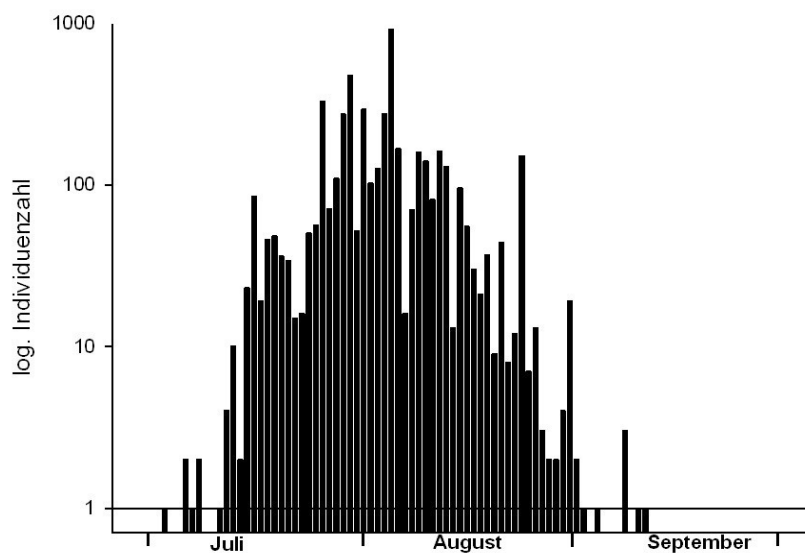


Abb. 4.29: Flugzeit von *E. aethiops* ab dem Jahre 1990. Die Flugzeit erstreckt sich hauptsächlich auf den Juli und die erste August-Hälfte. n = 4921. Quellen: Eigenes Datenarchiv mit Meldungen der Landesdatenbank Schmetterlinge (Karlsruhe) und von Privatpersonen.

4.2.3.2 Literaturlauswertung der historischen Verbreitung

E. aethiops war ehemals (alle bekannt gewordenen Nachweise, ab ca. 1850) in zahlreichen Regionen Baden-Württembergs verbreitet (Abb. 4.30). Vom Tauberland im Nordosten hatten die Populationen über die Kocher-Jagst-Region und die Keuperwaldberge direkten Kontakt mit den Hauptvorkommen auf der Schwäbischen Alb. Von der Schwäbischen Alb ostwärts war die Art über die Fränkische Alb bis weit nach Bayern hinein verbreitet (BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ 2001). Vom Nordwesten Baden-Württembergs ausgehend zog sich ein weiteres Verbreitungsband vom Kraichgau bis in das Albvorland und weiter südlich in die Oberen Gäue. Von dort aus hatten die Populationen wiederum Kontakt mit denjenigen der Albhochfläche und erstreckten sich über das Baar-Wutach-Gebiet bis zum Schwarzwald-Rand und in den schweizerischen Kanton Schaffhausen (vgl. HERRMANN 2009). Ausgehend von der Hegau-Alb war *E. aethiops* über das Bodenseebecken auch weit in Oberschwaben bis hin zur Adelegg und zum Illertal verbreitet. Von der Adelegg und dem Westallgäuer Hügelland ausgehend erstreckten sich die Vorkommen in das bayerische Alpenvorland bis hin zu den österreichischen Alpen, auch das Illertal wurde auf bayerischer Seite besiedelt (REICHL 1992, BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ 2001). Westlich des Schwarzwaldes existierten weitere Populationen am Kaiserstuhl und in der Südlichen Oberrheinebene, die Kontakt mit den Vorkommen im französischen Elsaß hatten (LAFRANCHIS 2000, TREIBER 2003). Größere Verbreitungslücken hatten schon historisch Bestand in der Mittleren und großen Teilen der Nördlichen Oberrheinebene sowie in einem großen Gebiet im nördlichen Kraichgau, im Bauland und im Neckarbecken. Auch der Naturraum Schurwald und Welzheimer Wald war nur sehr dünn besiedelt. Ebenfalls kaum besiedelt war der nördliche Teil Oberschwabens, möglicherweise liegen hier auch Nachweislücken in historischer Zeit vor. Fast gänzlich unbesiedelt blieb der Schwarzwald, der *E. aethiops* aufgrund seines sauren Untergrunds (und dem damit zusammenhängenden Fehlen der wichtigsten Wirtspflanze *Brachypodium pinnatum*) und des eher feucht-kühlen Klimas keine geeigneten Lebensbedingungen bietet.

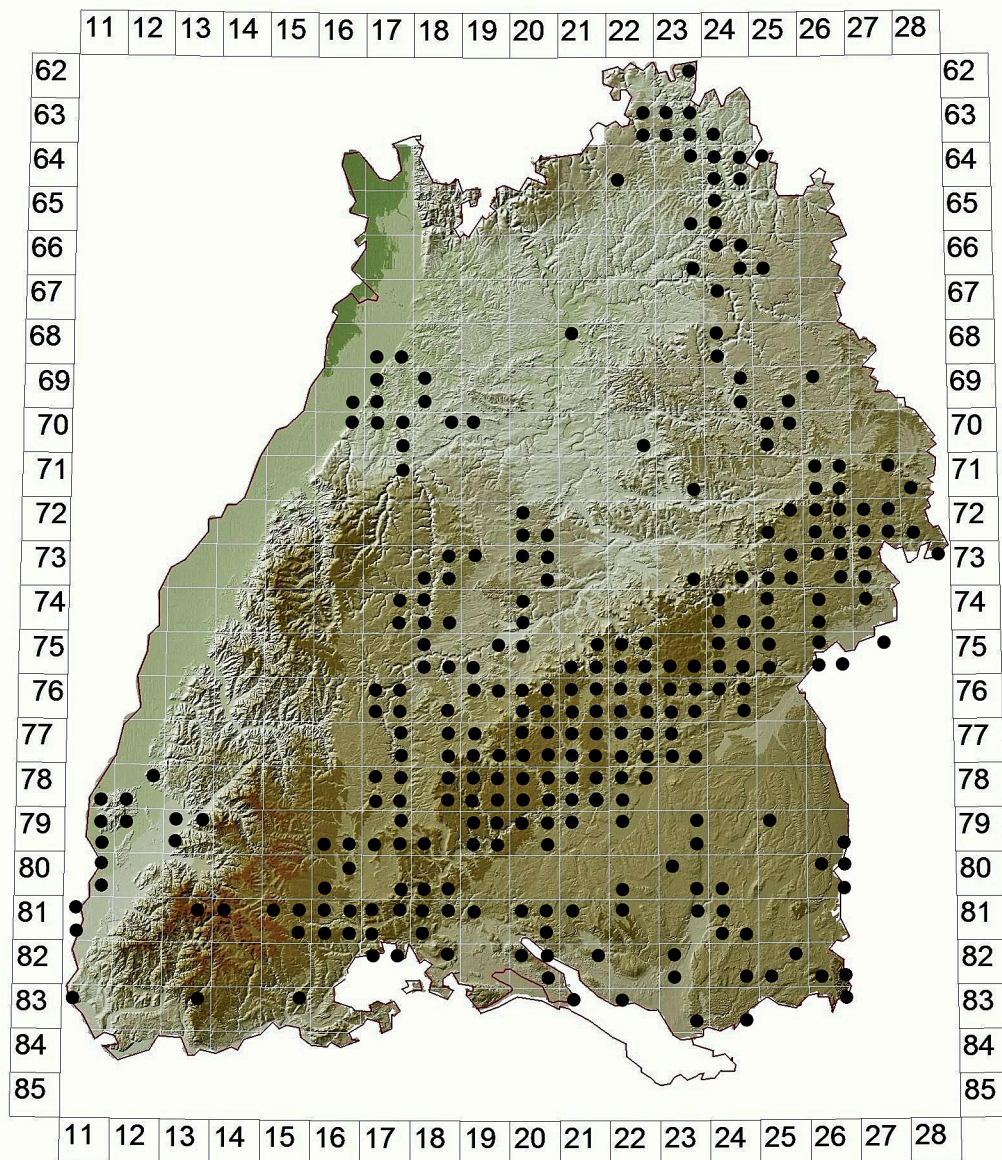


Abb. 4.30: Historische Verbreitung von *E. aethiops* in Baden-Württemberg.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.2.3.3 Literaturlauswertung der Verbreitung bis 1960

Bis Ende der 1950er-Jahre war die Verbreitung von *E. aethiops* in Baden-Württemberg fast identisch mit der historischen (Abb. 4.31). Allein im Kraichgau zeigten sich erste Rückgangstendenzen durch mehrere seit dieser Zeit nicht mehr bestätigte Fundorte ab. In allen anderen Regionen war die Art noch regelmäßig anzutreffen.

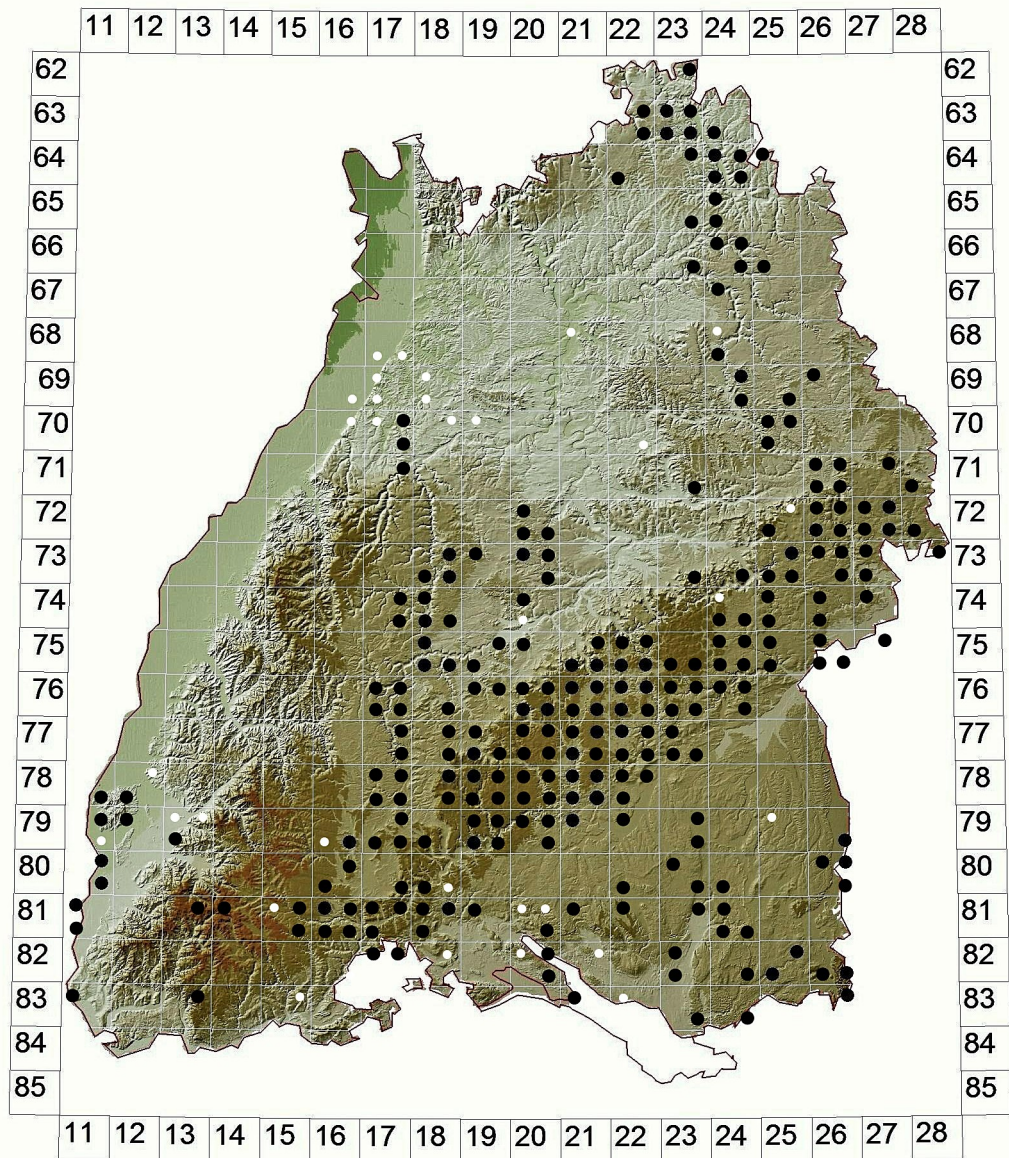


Abb. 4.31: Verbreitung von *E. aethiops* in Baden-Württemberg bis zum Jahre 1960. Schwarze Punkte: Nachweise ab 1960; weiße Punkte: MTB-Quadranten, die ab 1960 nicht mehr bestätigt werden konnten.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.2.3.4 Literaturlauswertung der Verbreitung bis 1980

Auch bis zum Ende der 1970er-Jahre war *E. aethiops* an fast allen Vorkommensorten noch aktuell nachgewiesen (Abb. 4.32). Zwar deutete sich an, dass die Populationen des Kraichgaus immer spärlicher werden, sie waren jedoch genauso nachweisbar wie die der Kocher-Jagst-Region, der Keuperwaldberge, das Kaiserstuhls und Oberschwabens. Allein die isolierten Einzelnachweise vom Strom- und Heuchelberg (MTB 6821) und aus dem Schurwald und Welzheimer Wald (MTB 7123) konnten nicht mehr bestätigt werden.

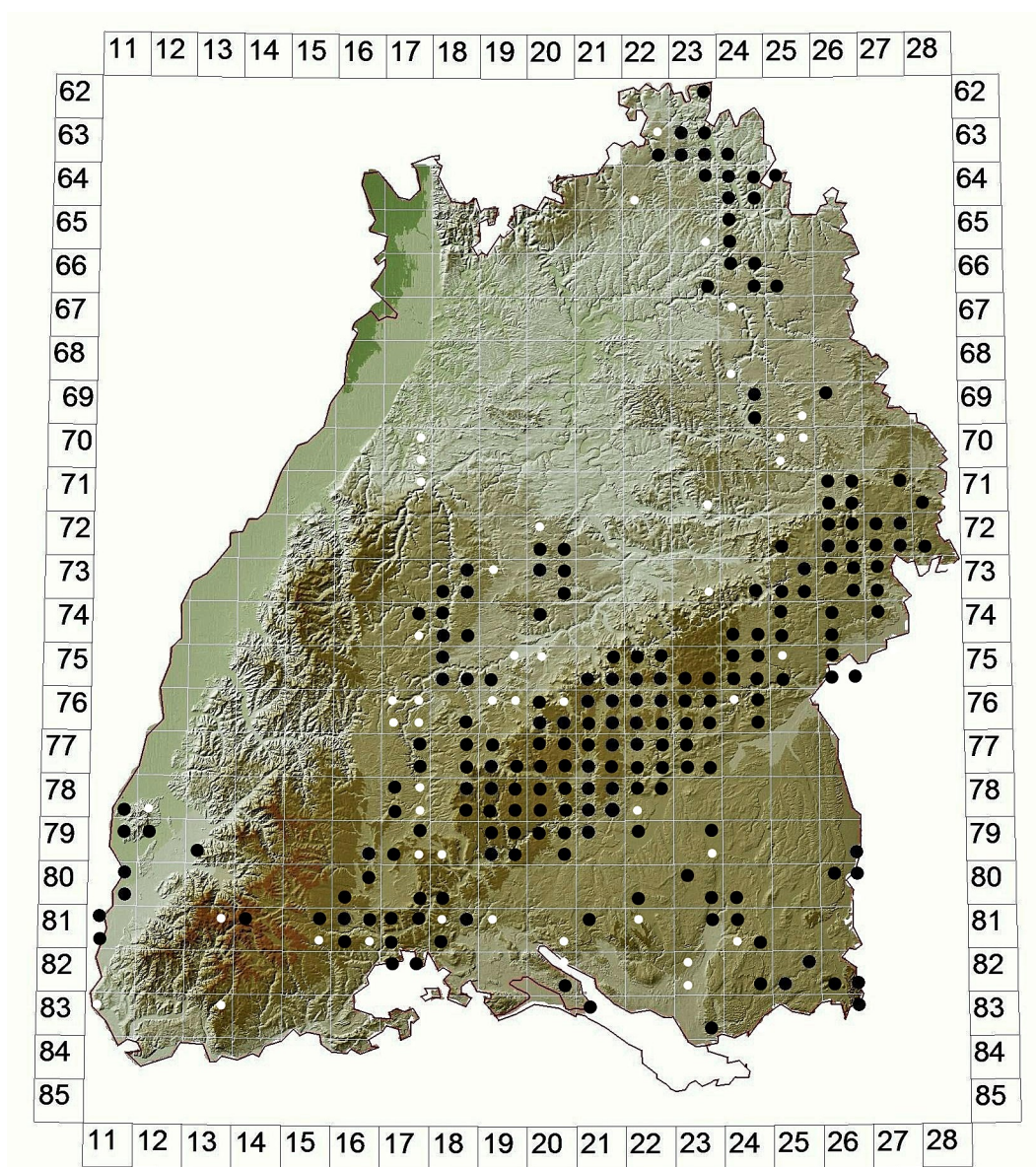


Abb. 4.32: Verbreitung von *E. aethiops* in Baden-Württemberg bis zum Jahre 1980. Schwarze Punkte: Nachweise ab 1980; weiße Punkte: MTB-Quadranten, die ab 1980 nicht mehr bestätigt werden konnten.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.2.3.5 Literaturlauswertung der Verbreitung bis 2000

Ab den 1980er-Jahren setzte ein verstärkter Rückgang der *E. aethiops*-Populationen in Baden-Württemberg ein bzw. wurde die regressive Bestandsentwicklung auch auf landesweiter Ebene sichtbar (Abb. 4.33). Die Populationen im Kraichgau waren komplett erloschen und auch aus den Keuperwaldbergen existierten nur noch zwei Einzelnachweise. Großräumige Rückgänge waren auch in Oberschwaben - hier vor allem in der Bodenseeregion – zu beobachten, erste rückläufige Tendenzen wurden außerdem am Kaiserstuhl offenbar.

Dagegen war *E. aethiops* im Tauberland und in der angrenzenden Kocher-Jagst-Region noch weit verbreitet. Auch im Schönbuch, in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb existierten noch gute Populationen der Art. In Oberschwaben war *E. aethiops* in der Bodenseeregion nur noch vereinzelt anzutreffen, die Nachweise konzentrierten sich auf den Altdorfer Wald, das Westallgäuer Hügelland, die Adelegg und das Untere Illertal.

Bis zur Jahrtausendwende waren die Vorkommen am Kaiserstuhl erloschen und auch aus der Bodenseeregion wurden keine neueren Nachweise mehr bekannt. Ebenso wurde offenbar, dass die Populationen der Kocher-Jagst-Region, des Albvorlandes und der Oberen Gäue immer spärlicher und individuenärmer wurden.

Gute Vorkommen von *E. aethiops* existierten dagegen noch im Tauberland, auf der Schwäbischen Alb, am südlichen Oberrhein und regional in Oberschwaben (Allgäu und Adelegg).

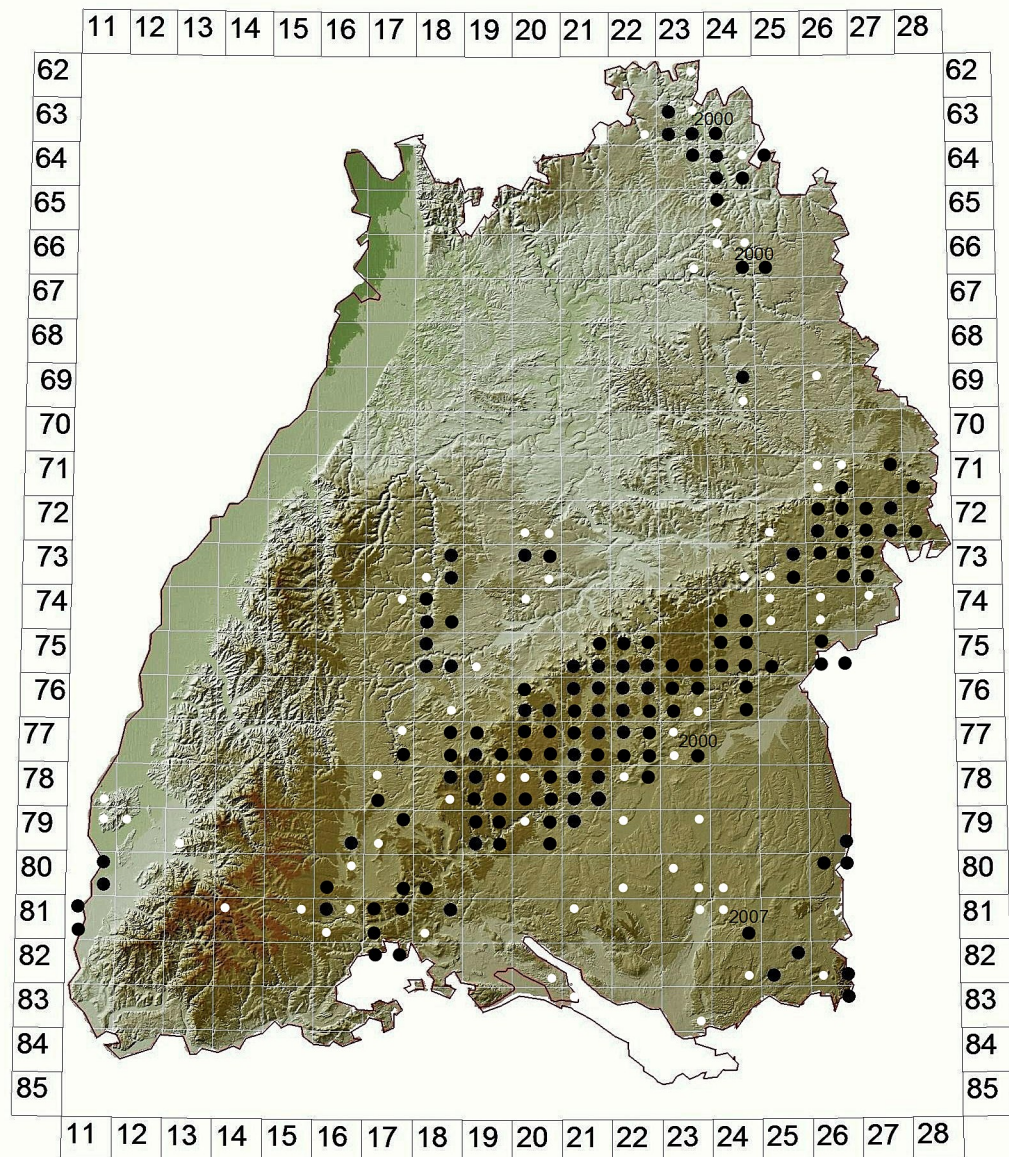


Abb. 4.33: Verbreitung von *E. aethiops* in Baden-Württemberg bis zum Jahre 2000. Schwarze Punkte: Nachweise ab 2000; weiße Punkte: MTB-Quadranten, die ab 2000 nicht mehr bestätigt werden konnten. Die Jahreszahlen geben den Letztnachweis für im Rahmen der Erhebungen nicht mehr bestätigte Vorkommen an.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.2.3.6 Literaturoauswertung der rezenten Verbreitung ab dem Jahre 2000

E. aethiops ist weiterhin in Baden-Württemberg stark rückläufig (Abb. 4.34). Die Vorkommen in der Kocher-Jagst-Region (Jagsttal) konnten letztmalig im Jahre 2000 bestätigt werden, die Nachsuche 2011 blieb erfolglos. Auch im Tauberland wird die Art immer seltener, die Populationen individuenärmer. Zahlreiche ehemalige Vorkommen konnten bei Kartierungen 2010/2011 nicht mehr bestätigt werden. In den Keuperwaldbergen und im Albvorland existiert jeweils noch ein Restvorkommen auf ehemals militärisch genutzten Standorten. Die Vorkommen im nördlichen Teil der Oberen Gäue sind ebenfalls weit zerstreut und individuenarm. Auch am südlichen Oberrhein ist *E. aethiops* keinesfalls weit verbreitet, sondern auf ganz bestimmte, besonders gut geeignete Standorte beschränkt. In Oberschwaben wurde die Art im Altdorfer Wald letztmalig 2007 nachgewiesen, Kontrollen von 2009-2011 blieben in diesem Waldgebiet erfolglos. Im Westallgäuer Hügelland existieren nur noch zwei individuenarme Restpopulationen, auf der Adelegg ist *E. aethiops* ebenfalls nur sporadisch anzutreffen. Die besten Populationen des Illertals befinden sich schon auf bayerischem Landesgebiet, auf baden-württembergischer Seite besiedelt die Art nur kleinflächige Brennen-Standorte. Damit ist *E. aethiops* allein auf der Schwäbischen Alb noch weit verbreitet und regional sogar noch sehr häufig. Die Vorkommen reichen von der Ostalb über die mittlere Albhochfläche bis zur Baar- und Hegualb, wo sie dann immer vereinzelter und individuenärmer werden, jedoch noch Kontakt zur letzten bekannten Population im Kanton Schaffhausen auf schweizerischer Seite haben (vgl. HERRMANN 2010).

Kartierungslücken sind auf der Albhochfläche und wahrscheinlich auch im Südteil der Oberen Gäue zu erwarten. In allen anderen Regionen kann von einer realistischen Darstellung und Einschätzung der aktuellen Verbreitungssituation ausgegangen werden. Zu erhoffen wäre eventuell noch die Wiederbestätigung der Populationen im Jagsttal, da die Fundorte nur einmal begangen werden konnten.

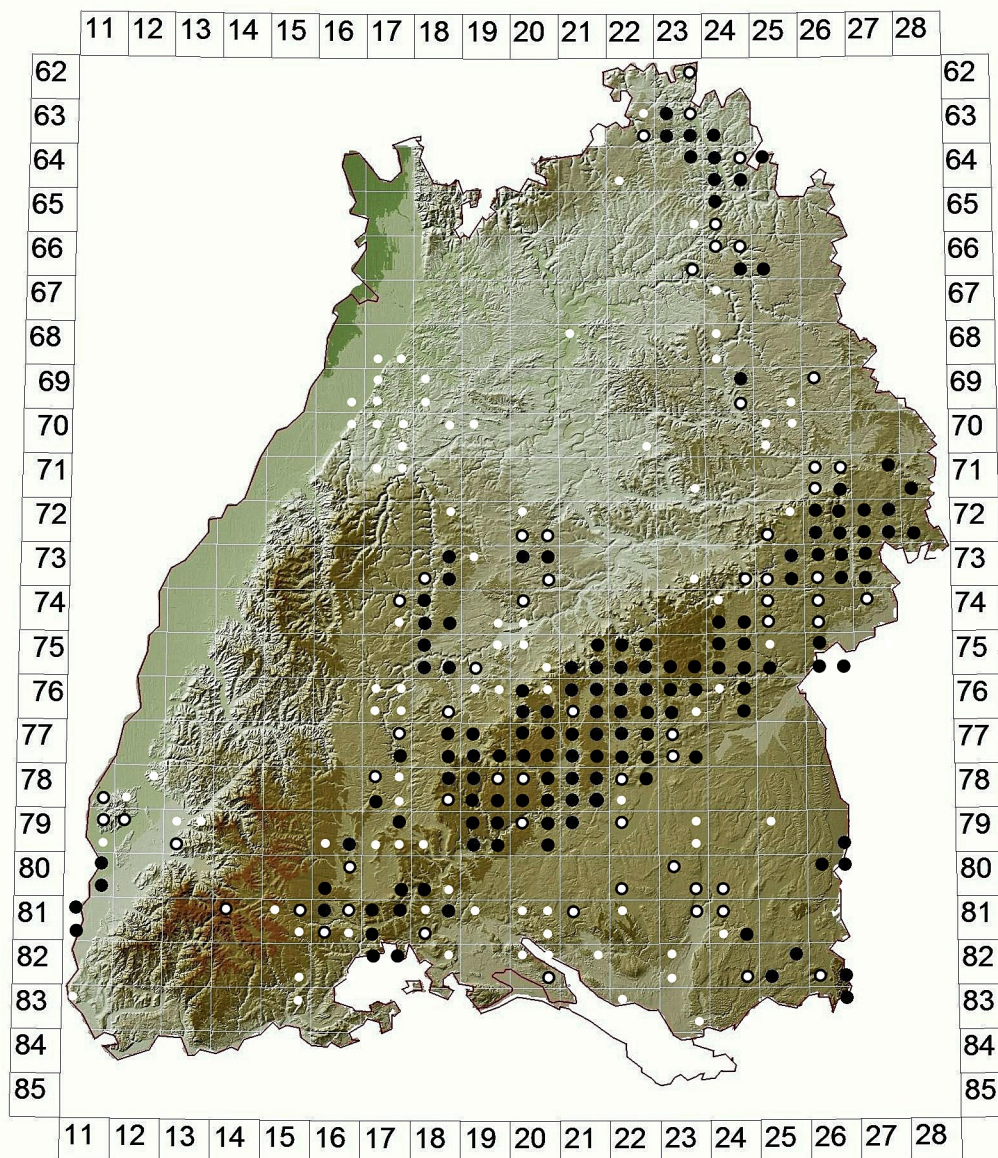


Abb. 4.34: Rezente Verbreitung von *E. aethiops* in Baden-Württemberg. Schwarze Punkte: Nachweise nach 2000; schwarz gerandete Punkte: Nachweise nach 1980; weiße Punkte: Nachweise vor 1980.

Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.2.4 Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche von *E. aethiops* in Baden-Württemberg (Hypothesen 2, 3, 5)

Für *E. aethiops* wurden in den Jahren 2009 bis 2012 insgesamt 473 Habitate in neun Großräumen Baden-Württembergs untersucht. Der Großteil der Aufnahmen (93 %) erfolgte dabei in den Bezugsräumen „Albvorland“, „Obere Gäue“, „Schwäbische Alb“, „Oberschwaben“ und „Tauberland“. Aus anderen Regionen wurden nur Stichproben (ehemals) bekannter Fundorte erhoben. Dies war der Fall in der Oberrheinebene, im Tauber- und Bauland, in der Kocher-Jagst-Region, in den Keuperwaldbergen und im Schwarzwald.

Von *E. aethiops* besiedelte Habitate unterscheiden sich von unbesiedelten signifikant in zahlreichen Parametern (Tab. 4.81).

Geographie und Klima: Besetzte *Patches* liegen durchschnittlich in größeren Höhenlagen, sind stärker hanggeneigt und einer signifikant höheren potentiellen Besonnungsdauer ausgesetzt.

Mikrohabitat: Die Mikrohabitate zeichnen sich durch eine niedrigwüchsige Krautschicht und signifikant erhöhte Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschichten aus. Dagegen sind die Deckungsgrade niedriger Strauchschichten und die Anteile von Offenbodenstellen (Rohboden) signifikant verringert. Die Deckungsgrade von *Brachypodium pinnatum* sind in besiedelten *Patches* höchst signifikant erhöht, die von *Calamagrostis epigejos*, *Brachypodium sylvaticum* und *Molinia* sp. signifikant verringert.

Tab. 4.81: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches*. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Mittelwert \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 77)	Unbesiedelt (n = 396)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	619 \pm 169	590 \pm 149	12600,0	*
Flächengröße [ha]	12,99 \pm 22,7	10,70 \pm 25,6	13415,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,35 \pm 0,6	1,26 \pm 0,6	13954,0	n.s.
Klima				
Inklination [°]	14,14 \pm 14,3	9,94 \pm 11,3	12957,5	*
Sonnenscheindauer [h]	7,8 \pm 1	7,6 \pm 1	12087,0	**
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	40,02 \pm 14,1	55,53 \pm 25,2	8821,0	***
Baumschicht 1 Deckung [%]	18,18 \pm 22,1	16,51 \pm 21,9	14361,0	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	8,28 \pm 15,1	11,93 \pm 17,8	13532,5	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	7,21 \pm 7,3	7,89 \pm 11,3	13839,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	9,43 \pm 9,1	10,59 \pm 10,9	14663,5	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	8,57 \pm 9,7	14,46 \pm 15,1	13839,0	**
Krautschicht Deckung [%]	82,86 \pm 8,2	77,77 \pm 13,2	11875,5	**
Mooschicht Deckung [%]	59,48 \pm 29,0	39,19 \pm 31,3	9743,5	***
Streuschicht Deckung [%]	65,15 \pm 23,6	47,38 \pm 31,4	10274,0	***
Offenboden Deckung [%]	3,18 \pm 4,4	6,71 \pm 9,4	12458,0	**

Parameter	Mittelwert \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 77)	Unbesiedelt (n = 396)		
Rohboden Deckung [%]	2,04 \pm 3,5	5,97 \pm 9,1	11464,0	***
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,20 \pm 1,2	0,10 \pm 0,6	15074,5	n.s.
Grus Deckung [%]	0,56 \pm 2,3	0,17 \pm 1,0	77987,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0,06 \pm 0,6	0,25 \pm 1,4	14902,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0,33 \pm 1,3	0,16 \pm 0,9	14824,0	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	26,22 \pm 19,8	9,42 \pm 16,5	6551,0	***
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	1,94 \pm 6,3	7,57 \pm 14,1	11046,0	***
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	2,85 \pm 10,0	5,58 \pm 11,2	10868,0	***
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	1,63 \pm 6,3	4,87 \pm 13,4	12977,0	**
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	0,91 \pm 2,5	0,98 \pm 5,0	14949,5	n.s.
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	1,05 \pm 5,2	0,55 \pm 3,2	14983,5	n.s.

Legende: SD = Standardabweichung (Abkürzung gilt auch für alle folgenden Tabellen). Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * P \leq 0,05, ** P \leq 0,01, *** P \leq 0,001, n.s. = nicht signifikant.

Besiedelte und unbesiedelte Habitats unterscheiden sich außerdem in ihrem Habitattyp, nicht jedoch in ihrer Exposition und ihrer Nutzung (Tab. 4.82). *E. aethiops* ist demzufolge bevorzugt an äußeren Waldrändern, in lichten Kiefernwäldern sowie in Nieder- und Mittelwäldern anzutreffen und fehlt meist auf Sukzessionsflächen.

Tab. 4.82: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitats, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats bestehen im Habitattyp.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							12,74	9	n.s.
N	3	3,90	-1,2	31	7,65	0,5			n.s.
NO	0	0	-1,2	10	2,47	0,5			n.s.
O	6	7,79	0,4	22	5,43	-0,2			n.s.
SO	6	7,79	0,7	22	5,43	-0,3			n.s.
S	17	22,08	1,2	63	15,56	-0,5			n.s.
SW	7	9,09	1,2	29	7,16	-0,5			n.s.
W	4	5,19	-0,2	27	6,67	0,1			n.s.
NW	1	1,30	-0,8	13	3,21	0,4			n.s.
eben	28	36,36	-1	178	43,95	0,4			n.s.
Kuppe	5	6,49	1,6	10	2,47	-0,7			n.s.
Habitattyp							88,77	9	***
Streuwiesenbrachen	0	0	-1,7	18	4,55	0,8			n.s.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Halbtrockenrasen	0	0	-1,0	6	1,52	0,4			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	14	18,18	1,2	49	12,37	-0,5			n.s.
Äußere Waldränder	27	35,06	5,8	30	7,58	-2,6			sig.
Innere Waldränder	6	7,79	1,2	17	4,29	-0,5			n.s.
Sukzessionsflächen	8	10,39	-4,8	221	55,81	2,1			sig.
Lichte Kiefernwälder	14	18,18	2,3	33	8,33	-1,0			sig.
Laubmischwälder	6	7,79	0,9	20	5,05	-0,4			n.s.
Feuchtwälder	1	1,30	0,7	2	0,51	-0,3			n.s.
Nieder- und Mittelwälder	1	1,30	2,1	0	0	-0,9			sig.
Nutzung							6,98	5	n.s.
Brache	63	81,82	-0,2	336	84,85	0,1			n.s.
Schafweide	12	15,58	1,9	31	7,83	-0,8			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0	-0,8	8	2,02	0,4			n.s.
Mahd 1	2	2,60	-0,8	19	4,80	0,3			n.s.
Mahd 2	0	0	-0,6	2	0,51	0,3			n.s.

Legende: SR = Standardisierte Residuen. Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). HTR = Halbtrockenrasen.

Insgesamt konnten 77 Vorkommen von *E. aethiops* in Baden-Württemberg nachgewiesen werden. Dies entspricht einem Besiedlungsgrad von etwa 17 % der untersuchten Habitate (vgl. auch Tab. 4.83). *E. aethiops* ist auf der Schwäbischen Alb noch regelmäßig anzutreffen, 61 % der gesammelten Nachweise stammen aus dieser Region. Außerhalb dieses Bezugsraumes ist die Art jedoch mittlerweile überall selten oder gar verschwunden. Dies ist der Fall im Albvorland, wo nur noch ein aktuelles Vorkommen im Untersuchungsgebiet bekannt ist. Vergleichbar ist die Situation in den Keuperwaldbergen und in der Oberrheinebene. Etwas stetiger, jedoch ebenfalls selten ist *E. aethiops* in Oberschwaben, im Tauberland und in den Oberen Gäuen. Im letztgenannten Bezugsraum lag der Schwerpunkt der Untersuchungen auf dem Nordteil (u. a. Heckengäu), die Art wird im Südteil häufiger. Wahrscheinlich verschwunden ist *E. aethiops* aus der Kocher-Jagst-Region, im Schwarzwald war sie auch historisch nur randlich verbreitet.

Tab. 4.83: Untersuchte und besiedelte Habitate von *E. aethiops* in den Großräumen Baden-Württembergs. Für die nur stichprobenhaft untersuchten Naturräume wurde kein Besiedlungsgrad (k. A.) errechnet, da dieser aufgrund des geringen Stichprobenumfangs und der Auswahl der untersuchten Habitate (ehemalige Fundorte) nicht repräsentativ wäre.

Großraum	Nachgewiesene Vorkommen	Untersuchte Habitate	Besiedlungsgrad [%]
Albvorland	1	95	1,05
Keuperwaldberge	1	4	k. A.
Kocher-Jagst-Region	0	3	k. A.
Oberrheinebene	3	9	k. A.
Obere Gäue	12	76	15,79
Oberschwaben	7	90	7,78
Schwäbische Alb	47	149	31,54
Tauberland	6	21	k. A.

Legende: Die Anzahl der untersuchten Habitate (Albvorland: 95, Obere Gäue: 76, Oberschwaben: 90, Schwäbische Alb: 149, Tauberland: 21) gilt auch für alle folgenden Tabellen.

Die Individuenzahlen in den verschiedenen Bezugsräumen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tab. 4.84). Generell sind die Vorkommen auf der Schwäbischen Alb individuenreicher als in den anderen Bezugsräumen. Der hohe Wert in Oberschwaben ist bedingt durch eine starke Population im Illertal, die jedoch primär auf bayerischem Landesgebiet siedelt.

Tab. 4.84: Durchschnittliche Individuenzahlen in den Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD
Obere Gäue	7,83 ^a \pm 8,1
Oberschwaben	18,14 ^a \pm 36,4
Schwäbische Alb	13,49 ^a \pm 13,9
Tauberland	7,83 ^a \pm 7,2

Legende: Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (oneway, [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. n = 75.

Wie schon für *E. medusa* wird nun auch für *E. aethiops* auf die an den 473 Untersuchungsorten aufgenommenen Parameter eingegangen.

4.2.4.1 Höhenlage

E. aethiops konnte in Baden-Württemberg in Höhenlagen von etwa 200 bis 900 m NN nachgewiesen werden (Tab. 3.2.5). Bis etwa 1000 m NN ist *E. aethiops* wohl auch aktuell noch in höchsten Lagen der Schwäbischen Alb und der Adelegg verbreitet (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b).

Die am tiefsten gelegenen Vorkommen von *E. aethiops* befinden sich in der südlichen Oberrheinebene und liegen etwa zwischen 200 und 220 m NN. Auch im Tauberland steigt die Art auf unter 300 m NN herab. Dagegen liegen Nachweise aus anderen Bezugsräumen allesamt oberhalb von 400 m NN. So ist *E. aethiops* aktuell in den Keuperwaldbergen auf etwa 440 m NN, im Albvorland auf 490 m NN und in den

Oberen Gäuen zwischen 455 und 725 m NN anzutreffen. Die Nachweise von der Schwäbischen Alb und aus Oberschwaben sind dagegen zwischen 500 und 900 m NN angesiedelt. Das niedrigste Vorkommen in Oberschwaben befindet sich auf etwa 570 m NN, die höchstgelegenen auf der Adelegg bei etwa 890 m NN. Am Albtrauf steigen die Populationen von *E. aethiops* auf 510 m NN herab, das höchstgelegene Vorkommen auf der Schwäbischen Alb wurde bei etwa 860 m NN nachgewiesen. Sehr wahrscheinlich ist die Art jedoch auch noch in größeren Höhen in diesem Bezugsraum anzutreffen.

Die Bezugsräume lassen sich in vier signifikant unterscheidbare Gruppen einteilen (Tab. 4.85). Demnach liegen die Habitate im Tauberland signifikant am niedrigsten, hierauf folgen das Albvorland und die Oberen Gäue, dann Oberschwaben und zuletzt die Schwäbische Alb. Ein anderes Bild zeigt sich bei den besiedelten Habitaten. Dadurch, dass die Höhenlagen besiedelter Habitate in Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb nicht mehr signifikant unterscheidbar sind, entstehen nur drei Gruppen. Das Albvorland wird bei besiedelten Habitaten aufgrund der zu geringen Stichprobenanzahl ($n = 1$) ausgeklammert.

Zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten zeigen sich signifikante Unterschiede in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb, wobei jeweils besiedelte Habitate in größeren Höhenlagen zu finden sind.

Tab. 4.85: Höhenlagen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt ($n = 445$)	Besiedelt ($n = 76$)	Unbesiedelt ($n = 369$)		
Albvorland	478 ^b \pm 60	490 \pm 0	478 \pm 60	-	-
Obere Gäue	532 ^b \pm 56	507 ^b \pm 76	537 \pm 51	201,0	**
Oberschwaben	635 ^c \pm 101	726 ^c \pm 145	628 \pm 94	190,0	n.s.
Schwäbische Alb	726 ^d \pm 74	704 ^c \pm 73	737 \pm 72	1699,5	**
Tauberland	313 ^a \pm 36	308 ^a \pm 42	315 \pm 34	35,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 4], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.2 Habitate

Für *E. aethiops* wurden zehn potentiell besiedelbare Habitattypen definiert (vgl. 3.3). In acht dieser zehn Habitattypen konnte die Art nachgewiesen werden (Tab. 4.86).

Tab. 4.86: Untersuchte Habitattypen und Besiedlungsgrad von *E. aethiops*.

Habitattyp	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nachgewiesene Vorkommen	0	0	14	27	7	8	14	6	1	1
Gesamtzahl untersuchter Habitate	18	6	63	57	23	229	47	26	3	1
Besiedlungsgrad [%]	0	0	22,22	47,37	30,43	3,49	29,79	23,08	33,33	100

Legende: Habitattyp 1 = Streuwiesenbrachen/*Molinia*-Brachen im Wald, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = äußere Waldränder, 5 = innere Waldränder, 6 = Sukzessionsflächen, 7 = lichte Kiefernwälder, 8 = Laubmischwälder, 9 = Moor-, Sumpf-, Auen- und Bruchwälder, 10 = Nieder- und Mittelwälder.

Keinerlei Nachweise von *E. aethiops* konnten auf Streuwiesenbrachen bzw. *Molinia*-Brachen im Wald (Habitattyp 1) und auf offenen, extensiv genutzten (beweideten) Halbtrockenrasen (Habitattyp 2) erbracht werden. Feuchte, grundwassernahe Waldtypen (Habitattyp 9) sowie Mittelwälder (Habitattyp 10) konnten aufgrund ihrer Seltenheit nur in wenigen Fällen erfasst werden, dienen aber durchaus als Habitate für *E. aethiops*. Sehr selten ist die Art auch auf Sukzessionsflächen (Habitattyp 6) anzutreffen, die aufgrund ihrer Häufigkeit (durch die Stürme *Wiebke* (1990) und *Lothar* (1999)) und ihrer Struktur in die Untersuchungen einbezogen wurden. Es wurde vermutet, dass sie als wichtige Ersatzhabitate in Zeiten der Hochwaldnutzung dienen könnten. Regelmäßig war *E. aethiops* dagegen in versaumten Halbtrockenrasen (am Waldrand) anzutreffen (Habitattyp 3). Auch lichte Laubmischwälder (Habitattyp 8) sind zu einem ähnlichen Prozentsatz besiedelt. Etwas häufiger ist die Art in lichten Kiefernwäldern (Habitattyp 7) und an inneren Waldrändern (Habitattyp 5), die häufig in Verbindung mit Halbtrockenrasen(brachen) und äußeren Waldsäumen stehen. Letztgenannter Habitattyp (Habitattyp 4) ist auch derjenige, der absolut gesehen die meisten Vorkommen von *E. aethiops* beherbergt. Mehr noch als bei *E. medusa* stehen die Habitattypen häufig in enger Verbindung miteinander und bilden Lebensraumkomplexe. Die Übergänge zwischen den einzelnen Habitattypen sind fließend. Beispielsweise finden sich am Waldsaum regelmäßig lichte Kiefernwaldkomplexe, die an verbrachte Halbtrockenrasen grenzen, wodurch prinzipiell bereits drei Habitattypen abgedeckt sind.

Tab. 4.87: Untersuchte Habitattypen unterteilt nach Bezugsräumen. Der jeweils erste Wert gibt die von *E. aethiops* besiedelte Anzahl der Habitate an, der zweite Wert die Anzahl der unbesiedelten Habitate.

Bezugsraum	Habitattyp	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Albvorland		0/7	0/0	0/2	0/3	1/6	0/67	0/9	0/2	0/0	0/0
Obere Gäue		0/0	0/1	7/14	2/7	0/0	0/41	3/10	0/2	0/0	0/0
Oberschwaben		0/10	0/0	0/5	1/1	0/8	1/47	0/4	4/17	1/3	0/0
Schwäbische Alb		0/0	0/2	7/33	21/24	6/6	7/65	5/10	1/2	0/0	0/0
Tauberland		0/0	0/1	0/7	2/3	0/0	0/0	4/10	0/0	0/0	0/0

Legende: Habitattyp 1 = Streuwiesenbrachen/*Molinia*-Brachen im Wald, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = äußere Waldränder, 5 = innere Waldränder, 6 = Sukzessionsflächen, 7 = lichte Kiefernwälder, 8 = Laubmischwälder, 9 = Moor-, Sumpf-, Au- und Bruchwälder, 10 = Nieder- und Mittelwälder.

Im Albvorland wurden hauptsächlich die häufigen Sturmwurfflächen untersucht, ergänzt durch einige in diesem Bezugsraum mittlerweile selten gewordene Habitattypen wie lichte Kiefernwälder, innere Waldränder und *Molinia*-Brachen im Wald (Tab. 4.87). Das einzige aktuell bekannte Vorkommen der Art in diesem Bezugsraum befindet sich auf einer mageren, brachliegenden Offenfläche im Wald, die in weiten Teilen mit Laubbäumen aufgeforstet wird. Sie wurde deshalb als „Innerer Waldsaum“ gewertet, hätte jedoch wegen des häufigen Auftretens von *Molinia caerulea* genauso als „*Molinia*-Brache im Wald“ oder wegen des Sukzessionscharakters als „Sukzessionsfläche“ gewertet werden können. Auf die Besonderheit dieses Habitats und des umgebenden Waldsystems (Standortübungsplatz Böblingen) wird an anderer Stelle (Kapitel 4.2.4.18) noch genauer eingegangen.

In den Oberen Gäuen wurden neben den Sukzessionsflächen vor allem Brachen von Halbtrockenrasen, lichte Kiefernwälder und äußere Waldränder untersucht. Auch in diesem Bezugsraum meidet *E. aethiops*

die Sturmwurfflächen und besiedelt dagegen die Habitatkomplexe aus Halbtrockenrasen, mageren Waldsäumen und angrenzenden lichten Kiefernwäldern. Die Art ist in derartigen Habitaten regional noch regelmäßig, jedoch fast immer individuenarm vertreten.

In Oberschwaben wurden ebenfalls am häufigsten Sturmwurfflächen untersucht, außerdem vor allem lichte Laubmischwälder und Streuwiesenbrachen. Immerhin vier Vorkommen konnten in lichten Laubwaldsystemen der Adelegg (Tobel) und des Illertals nachgewiesen werden. Außerdem besiedelt die Art im Illertal auch flussnahe, lichte Auwaldreste mit Brennen. Im Westallgäuer Hügelland dagegen wurde jeweils eine Population an einem äußeren Waldsaum und auf einer großen, offenen Sturmwurffläche nachgewiesen.

Auf der Schwäbischen Alb wurden vornehmlich Sukzessionsflächen, Halbtrockenrasenbrachen und äußere Waldsäume untersucht. Die hier noch weit verbreitete *E. aethiops* ist vor allem an äußeren Waldrändern, jedoch auch auf Brachen von Halbtrockenrasen (am Wald), an inneren Waldsäumen, auf Sukzessionsflächen und in lichten Kiefernwäldern anzutreffen. Andere Habitattypen spielen in diesem Bezugsraum kaum eine Rolle.

Im Tauberland wurden lichte Kiefernwälder, Halbtrockenrasen(brachen) und äußere Waldsäume untersucht. Ähnlich wie in den Oberen Gäuen besiedelt *E. aethiops* auch in diesem Bezugsraum die Habitatkomplexe aus strukturreichen Waldrändern, lichten Kiefernwäldern und angrenzenden Halbtrockenrasen.

4.2.4.3 Flächengröße

Die für *E. aethiops* untersuchten Habitate waren durchschnittlich 11,07 ha groß.

Besiedelte Habitate sind dabei durchschnittlich größer als unbesiedelte, dieser Unterschied ist jedoch nicht als signifikant zu werten (Tab. 4.88). Die kleinsten von *E. aethiops* dauerhaft besiedelten Habitate, die keinen direkten Kontakt zu benachbarten Populationen haben, weisen eine Flächengröße von etwa 0,35 ha auf. Meist jedoch liegen kleinere Habitate in einem Größenbereich von 2-3 ha.

Tab. 4.88: Flächengrößen der von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitate.

	Flächengröße [ha] ± SD	min. Flächengröße [ha]	max. Flächengröße [ha]
Besiedelt	12,99 ± 22,7	0,35	132,05
Unbesiedelt	10,70 ± 25,6	0,15	159,34

Zwischen den einzelnen Bezugsräumen bestehen wiederum teilweise Unterschiede in der Flächengröße (Tab. 4.89). Vor allem im Albvorland sind die verfügbaren Habitate kleinflächig. Mehr oder weniger durchschnittliche Werte werden in den Oberen Gäuen, auf der Schwäbischen Alb und im Tauberland erreicht. In Oberschwaben existieren die großflächigsten Habitate. Diese Unterschiede sind jedoch nicht als signifikant zu werten. Besiedelte Habitate sind sowohl in Oberschwaben als auch auf der Schwäbischen Alb tendenziell größer als in anderen Bezugsräumen und übersteigen die Größe unbesiedelter Habitate deutlich. Diese Unterschiede sind allerdings nicht als signifikant anzusehen. Dagegen sind die Flächengrößen im Tauberland, in den Oberen Gäuen und im letzten besiedelten Habitat des Albvorlandes als eher gering zu bezeichnen. Auch zwischen besiedelten und unbesiedelten

Habitaten existieren keine signifikanten Unterschiede.

Die errechneten Flächengrößen stellen in vielen Fällen größere Habitatkomplexe oder Waldstücke dar, die neben den eigentlichen (Larval-)Habitaten auch umgebende Strukturen beinhalten können. Die Habitate sind generell nicht so gut abgrenzbar wie die von *E. medusa* besiedelten.

Tab. 4.89: Flächengröße untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	5,92 ^a \pm 15,8	2,12 \pm 0	5,96 \pm 15,9	-	-
Obere Gäue	11,46 ^a \pm 16,3	4,76 ^a \pm 2,5	12,72 \pm 17,4	280,0	n.s.
Oberschwaben	19,64 ^a \pm 29,5	22,50 ^a \pm 48,5	14,53 \pm 28,6	250,0	n.s.
Schwäbische Alb	9,70 ^a \pm 14,8	13,05 ^a \pm 18,5	8,16 \pm 12,6	1950,0	n.s.
Tauberland	10,29 ^a \pm 9,5	6,46 ^a \pm 4,4	11,82 \pm 10,7	33,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.4 Konnektivität

Allgemein liegen besiedelte Habitate tendenziell etwas isolierter als unbesiedelte. Dieser Unterschied ist jedoch nicht als signifikant einzustufen (Tab. 4.90). Die durchschnittliche Entfernung zu den drei (in verschiedenen Himmelsrichtungen) nächstgelegenen Habitaten liegt bei besiedelten *Patches* bei 1,35 km, bei unbesiedelten bei 1,26 km. Die minimale durchschnittliche Entfernung besiedelter Habitate liegt bei 0,50 km, die maximale bei etwa 3,22 km.

Tab. 4.90: Konnektivität der von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitate.

	Konnektivität [km] \pm SD	max. Konnektivität [km]	min. Konnektivität [km]
Besiedelt	1,35 \pm 0,6	0,50	3,22
Unbesiedelt	1,26 \pm 0,6	0,25	3,75

Zwischen den Bezugsräumen bestehen Unterschiede bezüglich der Verknüpfung der Habitate (Tab. 4.91). Im Albvorland sind diese besser verknüpft als in den anderen Bezugsräumen. Die Schwäbische Alb erreicht durchschnittliche Werte, während die Oberen Gäue, Oberschwaben und das Tauberland eher schlecht verknüpft sind. Die Unterschiede sind jedoch nicht als signifikant zu werten. Besiedelte Habitate sind dagegen vor allem in Oberschwaben, analog zu *E. medusa*, isoliert.

Auch zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten existieren in den jeweiligen Bezugsräumen keine signifikanten Unterschiede in ihrer Konnektivität.

Tab. 4.91: Konnektivität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	0,97 ^a \pm 0,6	1,00 \pm 0	0,97 \pm 0,6	-	-
Obere Gäue	1,45 ^a \pm 0,6	1,26 ^a \pm 0,5	1,49 \pm 0,7	294,0	n.s.
Oberschwaben	1,42 ^a \pm 0,7	2,08 ^a \pm 1,1	1,37 \pm 0,7	186,5	n.s.
Schwäbische Alb	1,20 ^a \pm 0,5	1,22 ^a \pm 0,5	1,19 \pm 0,5	2046,5	n.s.
Tauberland	1,46 ^a \pm 0,3	1,66 ^a \pm 0,2	1,39 \pm 0,4	23,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.5 Exposition

Für *E. aethiops* wurden alle in Frage kommenden Expositionen untersucht (Tab. 4.92). Besonders häufig waren ebene Flächen (< 5 % Steigung), da vor allem innerhalb vieler Wälder nur geringe Steigungen vorherrschten. Mit Ausnahme von Nordostexpositionen konnte die Art auf allen Expositionen nachgewiesen werden. Die vornehmlich auf der Schwäbischen Alb gelegenen Kuppen erreichen den höchsten Besiedlungsgrad (33,33 %). Daneben werden vor allem Habitate in Südexposition (von Südost-, über Süd- bis Südwestexposition) besiedelt. Der Anteil der Vorkommen in Südexposition liegt damit bei 38,96 %, die Besiedlungsgrade jeweils bei etwa 21 %, wie das auch für ostexponierte Flächen der Fall ist. Dagegen werden ebene (13,59 %), westexponierte (12,90 %) sowie nord- (8,82 %) und nordwestexponierte (7,14 %) eher selten besiedelt.

Tab. 4.92: Exposition der von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitate.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe
Besiedelt	3	0	6	6	17	7	4	1	28	5
Unbesiedelt	31	10	22	22	63	29	27	13	178	10
Besiedlungsgrad [%]	8,82	0	21,43	21,43	21,25	19,44	12,90	7,14	13,59	33,33

Die Verteilung der Expositionen in Zusammenhang mit der jeweiligen Inklination verdeutlicht Abb. 4.35. Besonders deutlich wird hierbei die Präferenz für südost- bis südwestexponierte Habitate mit teilweise starker Hangneigung. Es existiert allerdings keine statistisch signifikante Bevorzugung bestimmter Expositionen im Vergleich zu unbesiedelten Habitaten.

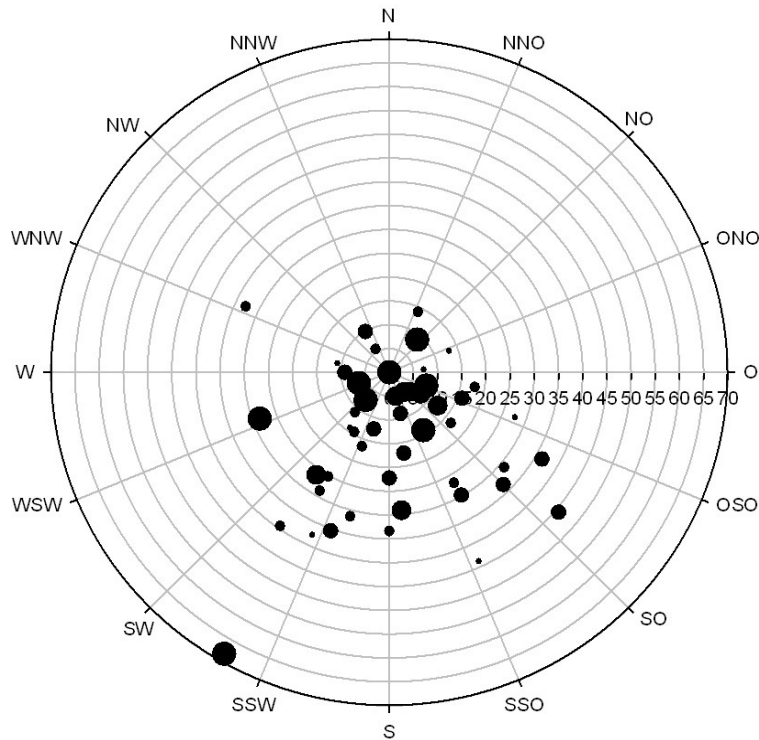


Abb. 4.35: Exposition und Inklination in von *E. aethiops* besiedelten Habitaten.

Legende: Kleine Punkte = Einzelnachweis, mittelgroße Punkte: 2-5 Individuen, große Punkte: > 5 Individuen.

Im Albvorland wurden vornehmlich die eben gelegenen Sturmwurfflächen untersucht, auch das einzige besiedelte Habitat liegt eben (Tab. 4.93). In den Oberen Gäuen konnte *E. aethiops* dagegen häufig an süd- bis westexponierten Hängen nachgewiesen werden, während sie auf ebenen Flächen fehlt. In Oberschwaben liegen vier der sieben aktuell besiedelten Habitate eben, zwei in voller Südexposition. Auch auf der Schwäbischen Alb konnte *E. aethiops* besonders häufig auf ebenen Flächen nachgewiesen werden, war jedoch auch sowohl in süd- als auch in nordexponierten Habitaten anzutreffen. Im Tauberland dagegen meidet die Art voll südexponierte Hänge und weicht vermehrt auf Südostexpositionen aus.

Tab. 4.93: Exposition der von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe
Naturraum										
Albvorland	0/13	0/1	0/7	0/4	0/10	0/0	0/6	0/4	1/49	0/1
Obere Gäue	0/2	0/1	1/3	0/2	6/15	1/6	2/9	0/2	0/33	2/3
Oberschwaben	0/4	0/3	1/7	0/1	2/11	0/2	0/5	0/2	4/59	0/1
Schwäbische Alb	3/12	0/3	4/8	2/12	8/29	6/12	2/9	1/6	18/48	3/10
Tauberland	0/1	0/0	0/1	4/5	1/8	0/4	0/0	0/0	1/2	0/0

Von 46 ehemals besiedelten, aktuell definitiv erloschenen Vorkommen wurde der Anteil der Südexpositionen errechnet, dieser liegt bei 45,7 % (Tab. 4.94). Südexpositionen sind also auch bei *E. aethiops* besonders stark und signifikant ($p < 0,001$) überproportional vom Rückgang betroffen. Dies ist vor allem im Tauberland, in der Oberrheinebene (Kaiserstuhl) und in der Kocher-Jagst-Region der Fall. Dagegen wurden im Albvorland und in Oberschwaben primär eben gelegene Habitats aufgegeben. Dies ist dadurch zu erklären, dass in beiden Bezugsräumen seit jeher eher selten südexponierte Hänge, sondern vermehrt lichte Waldhabitats (z.B. Täler) besiedelt wurden.

Tab. 4.94: Exposition in von *E. aethiops* ehemals besiedelten, aktuell erloschenen Habitats.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe	Anteil [%]
Naturraum											
Albvorland	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	13,04
Obere Gäue	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	10,87
Oberschwaben	1	0	0	0	2	1	0	0	6	0	21,73
Tauberland	1	0	1	1	6	4	0	0	0	0	28,26
Keuperwaldberge	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	6,52
Kocher-Jagst-Region	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	6,52
Oberrheinebene	0	2	0	1	0	1	0	0	2	0	13,04
Anteil [%]	4,35	4,35	4,35	8,70	23,91	13,04	2,17	0	39,13	0	

4.2.4.6 Inklination

Von *E. aethiops* besiedelte Habitats sind durchschnittlich signifikant steiler als unbesiedelte (Tab. 4.95, Abb. 4.36). Ausgehend von komplett ebenen Flächen werden Lebensräume von bis zu 68,3 % Steigung besiedelt.

Tab. 4.95: Inklination in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitats.

	Inklination [°] ± SD	min. Inklination [°]	max. Inklination [°]
Besiedelt	14,14 ± 14,3	0	68,25
Unbesiedelt	9,94 ± 11,3	0	55,72

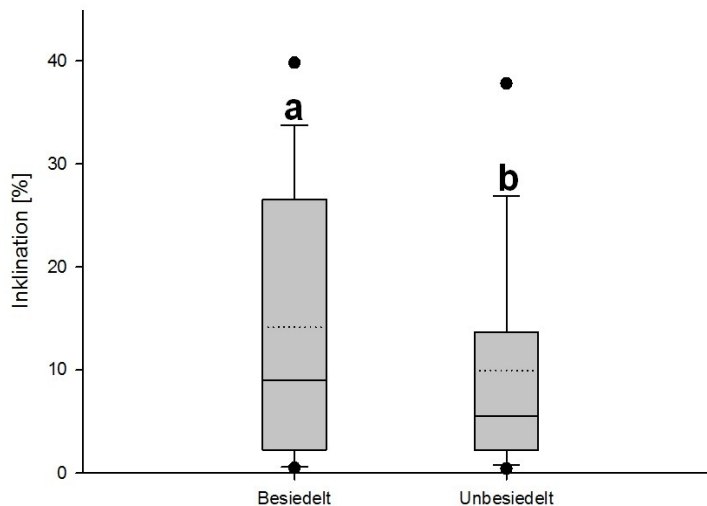


Abb. 4.36: Inklination in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Besiedelte Habitats sind durchschnittlich signifikant steiler als unbesiedelte. Die gepunktete Linie gibt den Mittelwert an, die durchgezogene den Median. Kleinbuchstaben (a, b) bezeichnen unterschiedliche Signifikanzniveaus nach Mann-Whitney U Test, die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Die verschiedenen Bezugsräume weisen allein schon aufgrund ihrer Topologie unterschiedlich hohe Werte an Inklinationen auf (Tab. 4.96). So liegen die (Wald-)Habitats des Albvorlandes und Oberschwabens häufig eben und weisen deshalb nur eine durchschnittliche Inklination von etwa 6 % auf. Dagegen sind die Flächen (häufig Halbtrockenrasen-Hänge) in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb deutlich steiler (12-13 %). Am steilsten (24,3 %) sind jedoch die Hänge im Tauberland, wobei zu beachten ist, dass in diesem Bezugsraum ausschließlich (ehemals) bekannte Vorkommen untersucht wurden und auf die Kontrolle von (wahrscheinlich weniger hanggeneigten) Sukzessionsflächen im Wald verzichtet wurde. Deshalb sind die untersuchten Habitats hier signifikant stärker hanggeneigt als in den übrigen Bezugsräumen. Für besiedelte Habitats gilt prinzipiell ähnliches, jedoch weisen die besetzten *Patches* in den Oberen Gäuen die signifikant größte Hangneigung auf, das Tauberland hat eine Position zwischen den Gruppen inne.

In den Oberen Gäuen existieren außerdem höchst signifikante Unterschiede in der Hangneigung zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats.

Tab. 4.96: Inklination untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	6,20 ^a \pm 6,0	1,03 \pm 0	6,26 \pm 6,0	-	-
Obere Gäue	13,57 ^a \pm 14,4	34,42 ^b \pm 14,1	9,66 \pm 10,6	52,0	***
Oberschwaben	5,66 ^a \pm 7,5	9,60 ^a \pm 10,6	5,34 \pm 7,2	257,5	n.s.
Schwäbische Alb	12,47 ^a \pm 12,2	10,04 ^a \pm 9,8	13,59 \pm 13,0	2002,0	n.s.
Tauberland	24,32 ^b \pm 12,5	22,32 ^{a, b} \pm 14,1	25,11 \pm 12,3	41,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 4], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.7 Nutzung

Für *E. aethiops* wurden primär brachliegende Habitate untersucht, ihr Anteil beträgt 71 %. Dies liegt vor allem daran, dass die zahlreichen untersuchten Sturmwurfflächen keinerlei oder nur minimaler Nutzung (ein- bis mehrjährige Mulchmahd) unterliegen. Daneben spielen nur noch schafbeweidete und einmal jährlich gemähte *Patches* eine wesentliche Rolle, wohingegen mit Pferden und Kühen beweidete Habitate ebenso zu vernachlässigen sind wie zwei- bis mehrmalig gemähte Flächen (derartig genutzte *Patches* wurden aufgrund ihrer schlechten Eignung für die Art auch nur sehr selten untersucht).

Den höchsten Anteil an von *E. aethiops* besiedelten Flächen erreichen Schafweiden (Tab. 4.97). Dies ist darauf zurückzuführen, dass diese vor allem in den aktuellen Vorkommensgebieten der Art (Schwäbische Alb, Obere Gäue) anzutreffen sind. Generell ist *E. aethiops* unabhängig von einer regelmäßigen Nutzung ihrer Habitate, solange diese nicht von aufkommendem Sukzessionsgehölz überwuchert werden. Die beiden Nachweise in einmal jährlich gemähten Habitaten sind als verflogene Exemplare oder Nektargäste zu werten.

Tab. 4.97: Nutzungstypen in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

Nutzung	Brache	Schafweide	Pferde-/Kuhweide	Mahd 1	Mahd 2
Besiedelt	63	12	0	2	0
Unbesiedelt	336	31	8	19	2
Besiedlungsgrad [%]	15,79	27,91	0	9,52	0

Legende: Mahd 1: Einmal jährliche Mahd; Mahd 2: Zwei- bis mehrmalige Mahd pro Jahr.

Zwischen den einzelnen Bezugsräumen lassen sich keine Hinweise auf die Bevorzugung eines Nutzungstyps in einer bestimmten Region ableiten (Tab. 4.98). In allen Bezugsräumen werden hauptsächlich brachliegende bzw. maximal in mehrjährigen Abständen gemulchte Habitate besiedelt. Hinzu kommen in den Oberen Gäuen, auf der Schwäbischen Alb und im Tauberland schafbeweidete Flächen (Halbtrockenrasen).

Tab. 4.98: Nutzungstypen in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Nutzung	Brache	Schafweide	Pferde-/Kuhweide	Mahd 1	Mahd 2
Naturraum					
Albvorland	1/91	0/0	0/2	0/2	0/0
Obere Gäue	9/62	3/12	0/1	0/0	0/1
Oberschwaben	7/89	0/0	0/1	0/5	0/0
Schwäbische Alb	38/113	8/29	0/4	1/3	0/0
Tauberland	4/13	1/2	0/0	1/6	0/0

4.2.4.8 Nektarpflanzenhäufigkeit

Da in waldnahen Habitaten bzw. innerhalb der Wälder die verfügbaren Nektarpflanzen einen limitierenden Faktor für die Nahrungsaufnahme der Imagines darstellen können (vgl. EBERT & RENNWALD 1991a, b), wurde deren Häufigkeit in den *Patches* erfasst (Tab. 4.99).

E. aethiops tritt bereits in Habitaten auf, in denen Nektarpflanzen nur sehr selten anzutreffen sind. Die größte Häufigkeit erreicht die Art auf Flächen, auf denen Nektarpflanzen selten sind. Deutlich seltener ist sie dagegen bei häufigem bis massenhaftem Auftreten der Nektarpflanzen. Dies ist dadurch zu erklären, dass sich derartige Habitate häufig außerhalb des Waldes befinden bzw. wiesenartigen Charakter haben und dadurch nur bedingt für *E. aethiops* in Frage kommen.

Die Art ist also nicht abhängig vom abundanten Auftreten von Nektarpflanzen.

Tab. 4.99: Nektarpflanzenhäufigkeit in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

Nektarpflanzenhäufigkeit	sehr selten	selten	regelmäßig	häufig	massenhaft
Besiedelt	12	37	25	3	0
Unbesiedelt	55	108	143	82	8
Besiedlungsgrad [%]	17,91	25,52	14,88	3,53	0

4.2.4.9 Höhe der Krautschicht

Die Höhe der Krautschicht ist in besiedelten Habitaten signifikant niedriger als in unbesiedelten (Abb. 4.37).

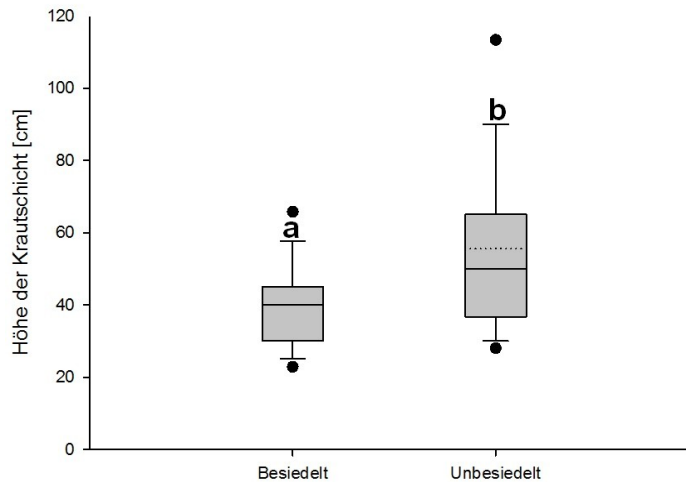


Abb. 4.37: Höhe der Krautschicht in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitats verfügen über eine signifikant kürzere Krautschicht als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Das Albvorland und Oberschwaben weisen im Vergleich zu den übrigen Bezugsräumen signifikant erhöhte Krautschichthöhen auf (Tab. 4.100). Dieser Unterschied kommt in besiedelten *Patches* nicht zum Tragen, hier existieren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bezugsräumen.

In den Oberen Gäuen und in Oberschwaben verfügen besiedelte Habitats über eine signifikant kürzere Krautschicht als unbesiedelte.

Tab. 4.100: Höhe der Krautschicht untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	68,05 ^a \pm 28,3	60,00 \pm 0	68,14 \pm 28,4	-	-
Obere Gäue	45,96 ^b \pm 22,3	28,20 ^a \pm 7,6	49,29 \pm 22,6	113,0	***
Oberschwaben	65,65 ^a \pm 27,4	41,43 ^a \pm 5,6	67,58 \pm 27,6	100,0	**
Schwäbische Alb	41,57 ^b \pm 13,3	40,60 ^a \pm 15,2	42,01 \pm 12,5	2126,0	n.s.
Tauberland	39,76 ^b \pm 9,9	42,50 ^a \pm 11,3	38,67 \pm 9,5	29,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.10 Deckungsgrade der Baumschichten

Der Deckungsgrad höherer Baumschichten (> 12 m) ist in besiedelten Habitaten im Vergleich zu unbesiedelten leicht, jedoch nicht signifikant erhöht. Aufgrund der Bindung von *E. aethiops* an Waldhabitate fällt im Vergleich zu *E. medusa* sofort der stark erhöhte Baumanteil auf (Tab. 4.101).

Die Deckungsgrade niedrigerer Baumschichten sind in unbesiedelten Habitaten im Vergleich zu besiedelten leicht, jedoch ebenfalls nicht signifikant erhöht (Tab. 4.101).

Nur 22,08 % aller besiedelten Habitate weisen keine Bäume auf. Der Deckungsgrad der Baumschichten muss außerdem im unteren Bereich (0 – 40 %) liegen, um ein Vorkommen von *E. aethiops* zu ermöglichen. In Habitaten mit höherem Baumanteil tritt die Art nur sehr selten auf. Höhere Baumschichten stellen in vielen Fällen Hochwald dar, während es sich bei den niedrigen Baumschichten häufig um lichte (Kiefern-)Waldbereiche handelt.

Tab. 4.101: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) und niedrigerer Baumschichten (B2) in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Es zeigen sich jeweils keine signifikanten Unterschiede im Deckungsgrad zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

	Deckungsgrad [%] ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt	Unbesiedelt		
B1	18,18 ± 22,1	16,51 ± 21,9	14361	n.s.
B2	8,28 ± 15,1	11,93 ± 17,8	13533	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

In Hinblick auf alle untersuchten Habitate existieren sowohl bei höheren als auch bei niedrigeren Baumschichten keinerlei Unterschiede zwischen den Bezugsräumen (Tab. 4.102, Tab. 4.103).

Zwischen den besiedelten Habitaten einzelner Bezugsräume existieren erhebliche Unterschiede im Deckungsgrad der Baumschichten (Tab. 4.102). Vor allem in Oberschwaben und im Tauberland weisen besiedelte Habitate sehr hohe Deckungsgrade der höheren Baumschichten auf. In Oberschwaben sind diese signifikant höher als in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb. Dies ist darauf zurückzuführen, dass in Oberschwaben prinzipiell alle besiedelten Habitate an lichten Stellen des Hochwaldes zu finden sind. Auch im Tauberland ist *E. aethiops* entweder im lichten Hochwald oder am walddnahen Saumbereich anzutreffen, während die versaumten Halbtrockenrasen weitgehend gemieden werden. Dagegen sind gerade diese verbuschten Halbtrockenrasen mit angrenzenden (Kiefern-)Waldsäumen die bevorzugten Habitate in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb, was sich im recht geringen Hochwaldanteil von 11-12 % bemerkbar macht. Das letzte Habitat im Albvorland ist prinzipiell frei von höheren Baumschichten, die die Fläche jedoch begrenzen und somit den für *E. aethiops* nutzbaren Lebensraum verkleinern.

Tab. 4.102: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	14,44 ^a \pm 21,6	0 \pm 0	14,59 \pm 21,7	-	-
Obere Gäue	13,75 ^a \pm 19,9	11,39 ^a \pm 14,5	14,19 \pm 20,8	357,5	n.s.
Oberschwaben	23,18 ^a \pm 27,3	47,62 ^b \pm 34,1	21,23 \pm 25,9	149,5	*
Schwäbische Alb	11,72 ^a \pm 17,4	12,13 ^a \pm 15,6	11,54 \pm 18,3	2259,5	n.s.
Tauberland	29,21 ^a \pm 16,7	38,33 ^{a,b} \pm 19,2	25,56 \pm 14,7	21,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Derart erhebliche Unterschiede bestehen zwischen den besiedelten Habitaten der verschiedenen Bezugsräume hinsichtlich der niedrigen Baumschichten nicht (Tab. 4.103). Diese sind in denjenigen Bezugsräumen leicht und nicht signifikant erhöht, in denen primär die Halbtrockenrasen-Säume besiedelt werden (Schwäbische Alb und Obere Gäue) und treten in den Hochwaldbereichen (Oberschwaben und Tauberland) zurück. Im Albvorland ist auch der Anteil niedriger Baumschichten gering, da die auf der Fläche gepflanzten Bäume eine Höhe von 6 m noch nicht erreicht haben und somit als Sträucher gewertet wurden.

In Oberschwaben weisen besiedelte Habitate einen signifikant erhöhten Anteil an höheren Baumschichten im Vergleich zu unbesiedelten Habitaten auf.

Auf der Schwäbischen Alb ist der Anteil niedrigerer Baumschichten in besiedelten *Patches* signifikant verringert.

Tab. 4.103: Deckungsgrade niedrigerer Baumschichten (B2) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	8,16 ^a \pm 14,4	3,33 \pm 0	8,21 \pm 14,4	-	-
Obere Gäue	15,04 ^a \pm 18,7	9,45 ^a \pm 14,7	16,09 \pm 19,3	317,5	n.s.
Oberschwaben	9,30 ^a \pm 14,0	6,90 ^a \pm 9,3	9,49 \pm 14,3	299,0	n.s.
Schwäbische Alb	13,37 ^a \pm 20,9	9,08 ^a \pm 17,3	15,34 \pm 22,2	1936,0	*
Tauberland	5,36 ^a \pm 8,8	4,06 ^a \pm 6,5	5,89 \pm 9,8	41,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.11 Deckungsgrade der Strauchschichten

Die Deckungsgrade höherer und mittlerer Strauchschichten weisen zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten keine signifikanten Unterschiede auf (Tab. 4.104). Höhere Strauchschichten

verfügen jeweils über Deckungsgrade von 7-8 % und mittlere Strauchschichten über Deckungsgrade von etwa 10 %. Dagegen sind die Deckungsgrade niedriger Krautschichten in unbesiedelten Habitaten signifikant erhöht und weisen im Vergleich zu besiedelten einen um 6 % höheren Anteil auf (Tab. 4.104). Generell verfügt jedes von *E. aethiops* besiedelte Habitat über zumindest geringe Anteile an einer der drei Strauchschichten, was nochmals den Saumcharakter der Habitats unterstreicht.

Tab. 4.104: Deckungsgrade höherer (S1), mittlerer Baumschichten (S2) und niedriger (S3) Strauchschichten in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Nur in Bezug auf niedrige Strauchschichten zeigen sich signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

	Deckungsgrad [%] ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt	Unbesiedelt		
S1	7,21 ± 7,3	7,89 ± 11,3	13839,0	n.s.
S2	9,43 ± 9,1	10,59 ± 10,9	14663,5	n.s.
S3	8,57 ± 9,7	14,46 ± 15,1	13839,0	**

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Summiert man alle Anteile der Baum- und Strauchschichten, ergibt sich für unbesiedelte (61,4 %) ein um etwa 10 % höherer Flächenanteil als für besiedelte (51,7 %) Habitats. Dieser Wert belegt die Wichtigkeit einer lichten, offenen Wald(rand)struktur für *E. aethiops* und weist auf das Gefährdungspotential zunehmender Beschattung durch aufkommendes Sukzessionsgehölz hin.

Generell ergeben sich für alle drei Strauchschichten keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den Bezugsräumen sowohl in allen untersuchten als auch in besiedelten *Patches* (Tab. 4.105, Tab. 4.106, Tab. 4.107).

Die Anteile höherer Strauchschichten sind vor allem in besiedelten Habitats Oberschwabens und des Tauberlandes erhöht, treten also häufig zusammen mit höheren Baumschichten auf und weisen auf ein fortgeschrittenes Sukzessionsstadium hin (Tab. 4.105). In den anderen Bezugsräumen sind die Werte als durchschnittlich anzusehen.

Tab. 4.105: Deckungsgrade höherer Strauchschichten (S1) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt ± SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	4,37 ^a ± 7,5	5 ± 0	4,36 ± 7,6	-	-
Obere Gäue	10,48 ^a ± 13,3	6,94 ^a ± 7,6	11,15 ± 14,0	347,5	n.s.
Oberschwaben	8,74 ^a ± 11,3	12,62 ^a ± 8,4	8,43 ± 11,5	191,0	n.s.
Schwäbische Alb	6,67 ^a ± 9,6	5,46 ^a ± 6,3	7,22 ± 10,7	2365,5	n.s.
Tauberland	9,65 ^a ± 7,3	13,61 ^a ± 9,0	8,07 ± 6,2	28,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [**]; besiedelt: oneway [df: 4], [**]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Mittlere Strauchschichten sind ausschließlich in den besiedelten Habitaten der Oberen Gäue stark erhöht, in Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb durchschnittlich sowie im Tauberland unterdurchschnittlich und im Albvorland nicht vorhanden (Tab. 4.106).

In besiedelten Habitaten des Tauberlandes sind mittlere Strauchschichten signifikant reduziert im Vergleich zu unbesiedelten.

Tab. 4.106: Deckungsgrade mittlerer Strauchschichten (S2) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	9,81 ^a \pm 10,9	0 \pm 0	9,91 \pm 10,9	-	-
Obere Gäue	13,46 ^a \pm 11,0	15,00 ^a \pm 13,5	13,18 \pm 10,6	374,0	n.s.
Oberschwaben	8,41 ^a \pm 10,3	9,52 ^a \pm 7,0	8,32 \pm 10,5	244,5	n.s.
Schwäbische Alb	9,79 ^a \pm 8,9	9,07 ^a \pm 8,2	10,13 \pm 9,2	2259,5	n.s.
Tauberland	9,52 ^a \pm 7,2	3,33 ^a \pm 4,1	12,00 \pm 6,8	14,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Niedrige Strauchschichten treten dagegen wiederum vor allem in den besiedelten Habitaten der Oberen Gäue und der Schwäbischen Alb auf und weisen auf junge Sukzessionsstadien (z.B. Schafweide) am Waldsaum bzw. auf verbuschten Halbtrockenrasen hin. Demgegenüber sind die Werte in den übrigen Bezugsräumen, in denen die Art deutlich mehr am bzw. im Wald zu finden ist, stark reduziert.

Niedrige Strauchschichten treten in Oberschwaben, auf der Schwäbischen Alb und im Tauberland in unbesiedelten Habitaten signifikant häufiger auf als in unbesiedelten.

Tab. 4.107: Deckungsgrade niedriger Strauchschichten (S3) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	14,94 ^a \pm 15,0	0 \pm 0	15,10 \pm 15,0	-	-
Obere Gäue	17,96 ^a \pm 15,5	10,55 ^a \pm 8,6	19,35 \pm 16,2	256,5	n.s.
Oberschwaben	10,53 ^a \pm 15,1	0,71 ^a \pm 1,9	11,31 \pm 15,4	156,5	*
Schwäbische Alb	14,71 ^a \pm 15,1	10,82 ^a \pm 10,5	16,50 \pm 15,2	1907,5	*
Tauberland	8,97 ^a \pm 9,0	2,50 ^a \pm 4,2	11,56 \pm 9,2	19,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [*]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.12 Deckungsgrad der Krautschicht

Von *E. aethiops* besiedelte (82,9 %) Habitate weisen im Vergleich zu unbesiedelten (77,8 %) leicht, jedoch nicht signifikant erhöhte Werte der Deckungsgrade der Krautschicht auf. Alle besiedelten Habitate verfügen über Deckungsgrade der Krautschicht von über 60 %. Von 51 untersuchten Habitaten mit geringeren Deckungsgraden wurde keines besiedelt. 55,8 % der besiedelten Habitate weisen Deckungsgrade von über 80 % auf. Demnach werden Flächen mit nur lückiger Krautschicht von *E. aethiops* eindeutig gemieden.

Zwischen den einzelnen Bezugsräumen existieren keine signifikanten Unterschiede im Deckungsgrad der Krautschicht (Tab. 4.108).

Besiedelte Habitate auf der Schwäbischen Alb verfügen über signifikant erhöhte Deckungsgrade der Krautschicht im Vergleich zu unbesiedelten.

Tab. 4.108: Deckungsgrade der Krautschicht untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	77,53 ^a \pm 14,5	90,00 \pm 0	77,39 \pm 14,5	-	-
Obere Gäue	73,44 ^a \pm 12,5	77,50 ^a \pm 8,0	72,68 \pm 13,1	300,0	n.s.
Oberschwaben	81,26 ^a \pm 12,7	77,86 ^a \pm 8,6	81,53 \pm 12,9	241,5	n.s.
Schwäbische Alb	79,97 ^a \pm 10,3	83,72 ^a \pm 7,5	78,24 \pm 11,0	1705,5	**
Tauberland	82,62 ^a \pm 10,3	86,67 ^a \pm 6,1	81,00 \pm 11,4	31,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.13 Deckungsgrad der Moosschicht

Die Deckungsgrade der Moosschicht unterscheiden sich, im Gegensatz zu *E. medusa*, höchst signifikant zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten (Abb. 4.38). Während besiedelte Habitate einen durchschnittlichen Deckungsgrad von 59,5 % aufweisen, verfügen unbesiedelte nur über 39,2 % Deckungsgrad der Moosschicht. 57,1 % der besiedelten Habitate weisen Deckungsgrade von über 60 % auf. Die Moosschicht scheint damit eine wichtige Rolle im Mikrohabitat von *E. aethiops* zu spielen.

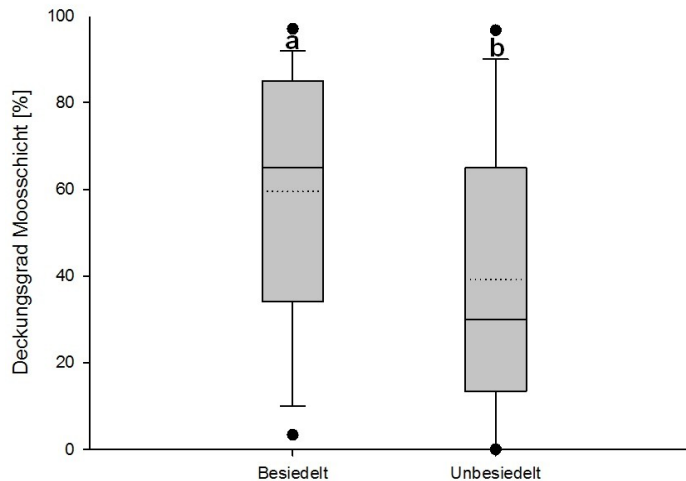


Abb. 4.38: Deckungsgrade der Moosschicht in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate verfügen über signifikant höhere Deckungsgrade als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an

Zwischen den Bezugsräumen existieren teilweise erhebliche Unterschiede im Deckungsgrad der Moosschicht (Tab. 4.109). Diese sind jedoch sowohl für alle Habitate als auch für besiedelte *Patches* nicht signifikant. Im letzten besiedelten Habitat im Albvorland liegt der Deckungsgrad der Moosschicht nur bei 31,7 % und ist auch auf der Schwäbischen Alb mit 56,2 % noch unterdurchschnittlich. Dagegen verfügen Oberschwaben (65,7 %), die Oberen Gäue (68,1 %) und vor allem das Tauberland (73,3 %) über erhöhte Anteile der Moosschicht.

Sowohl in Oberschwaben als auch im Tauberland verfügen besiedelte Habitate über signifikant erhöhte Deckungsgrade der Moosschicht im Vergleich zu unbesiedelten.

Tab. 4.109: Deckungsgrade der Moosschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt ± SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	37,46 ^a ± 31,4	31,67 ± 0	37,52 ± 31,6	-	-
Obere Gäue	45,11 ^a ± 33,5	68,06 ^a ± 22,5	40,81 ± 33,5	202,5	n.s.
Oberschwaben	38,63 ^a ± 30,1	65,71 ^a ± 19,5	36,48 ± 29,8	139,5	*
Schwäbische Alb	49,05 ^a ± 33,0	56,17 ^a ± 32,9	45,77 ± 32,7	1969,5	n.s.
Tauberland	37,62 ^a ± 28,3	73,33 ^a ± 11,3	23,33 ± 18,2	1,5	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.14 Deckungsgrad der Streuschicht

Wie auch bei *E. medusa* weisen von *E. aethiops* besiedelte (65,2 %) Habitate signifikant höhere Deckungsgrade der Streuschicht als unbesiedelte (47,4 %) auf (Abb. 4.39). 63,6 % der besiedelten *Patches* verfügen mindestens über 60 % Streuschichtanteil.

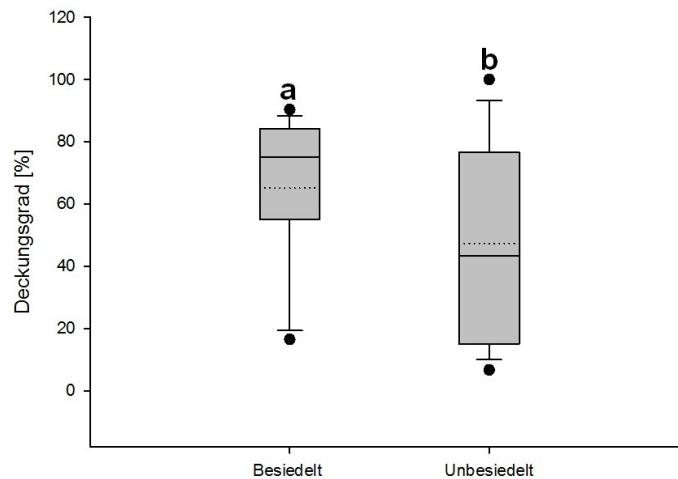


Abb. 4.39: Deckungsgrade der Streuschicht in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate verfügen über eine signifikant höhere Deckungsgrade als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an

Zwischen den Bezugsräumen bestehen keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Deckungsgrade der Streuschichten (Tab. 4.110).

Im einzigen besiedelten Habitat im Albvorland liegt der Wert bei 100 %, auch im Tauberland werden durchschnittlich 76,7 % Deckungsgrad erreicht. Etwas niedrigere Deckungsgrade weisen die Schwäbische Alb mit 68,5 % und die Oberen Gäue mit 54,3 % auf. Signifikant erniedrigte Werte bestehen in Oberschwaben, wo nur durchschnittlich 38,6 % der m²-Flächen von einer Streuschicht bedeckt sind. Dies ist durch die sehr streuarmer besiedelten Habitate auf der Adelegg und im Westallgäuer Hügelland zu erklären.

Sowohl auf der Schwäbischen Alb als auch im Tauberland verfügen besiedelte Habitate über signifikant erhöhte Deckungsgrade der Streuschicht im Vergleich zu unbesiedelten.

Tab. 4.110: Deckungsgrade der Streuschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	55,33 ^a \pm 30,9	100 \pm 0	54,86 \pm 30,7	-	-
Obere Gäue	42,69 ^a \pm 29,2	54,31 ^{a, b} \pm 23,5	40,51 \pm 29,8	282,0	n.s.
Oberschwaben	51,40 ^a \pm 34,2	38,57 ^a \pm 28,4	52,42 \pm 34,5	244,0	n.s.
Schwäbische Alb	53,38 ^a \pm 29,5	68,51 ^{a, b} \pm 20,8	46,40 \pm 30,4	1399,0	***
Tauberland	59,44 ^a \pm 24,8	76,67 ^b \pm 16,3	52,56 \pm 24,7	15,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [**]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.15 Anteil an Offenbodenstellen

Analog zu den erhöhten Deckungsgraden der Streuschicht in besiedelten Habitaten weisen diese im Umkehrschluss signifikant erniedrigte Offenbodenanteile auf (Tab. 4.111). Sonderstrukturen wie Ameisenhaufen, Grus, Steine oder Fels spielen im Habitat von *E. aethiops* nur eine untergeordnete Rolle und treten jeweils zu Prozentsätzen unter 1 auf.

Tab. 4.111: Anteile der Offenbodenstellen in besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Der Parameter „Offenboden“ ist die Summe aus allen anderen in dieser Tabelle dargestellten Parameter. Offenbodenstellen in Form von Rohboden sind in unbesiedelten Habitaten signifikant erhöht.

Parameter	Besiedelt \pm SD	Unbesiedelt \pm SD	Mann Whitney U	P
Offenboden Deckung [%]	3,18 \pm 4,4	6,17 \pm 9,4	12458,0	**
Rohboden Deckung [%]	2,04 \pm 3,5	5,97 \pm 9,1	11464,0	***
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,20 \pm 1,2	0,10 \pm 0,6	15074,5	n.s.
Grus Deckung [%]	0,56 \pm 2,3	0,17 \pm 1,0	77987,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0,06 \pm 0,6	0,25 \pm 1,4	14902,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0,33 \pm 1,3	0,16 \pm 0,9	14824,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Ähnlich wie die Deckungsgrade der Streuschicht sind auch die Offenbodenanteile in den verschiedenen Bezugsräumen verteilt (Tab. 4.112). Die Unterschiede bei allen untersuchten Habitaten sind jedoch ebenfalls nicht signifikant.

In besiedelten Habitaten verfügt das Tauberland über signifikant verringerte Anteile an Offenboden im Vergleich zu Oberschwaben. Demnach weist Oberschwaben die höchsten Offenbodenanteile (8,6 %) aufgrund nur rudimentär ausgeprägter Streuschicht in besiedelten Habitaten auf. In den Oberen Gäuen beträgt dieser Wert immerhin noch 5,6 %. Deutlich reduziert sind Offenbodenstellen dagegen auf der Schwäbischen Alb (2 %), im Tauberland (1,7 %) sowie im Albvorland (0 %).

Im Tauberland sind die Anteile an Offenbodenstellen in besiedelten Habitaten im Vergleich zu unbesiedelten signifikant verringert.

Tab. 4.112: Anteil an Offenbodenstellen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	6,90 ^a \pm 10,6	0 \pm 0	6,97 \pm 10,6	-	-
Obere Gäue	8,11 ^a \pm 11,0	5,56 ^{a, b} \pm 5,4	8,59 \pm 11,7	369,5	n.s.
Oberschwaben	6,65 ^a \pm 8,5	8,57 ^b \pm 4,8	6,50 \pm 8,8	216,0	n.s.
Schwäbische Alb	3,52 ^a \pm 5,8	1,99 ^{a, b} \pm 3,1	4,23 \pm 6,6	1985,0	n.s.
Tauberland	6,67 ^a \pm 6,8	1,67 ^a \pm 2,6	8,67 \pm 6,9	14,0	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.4.16 Deckungsgrade der Wirtspflanzen

Für das Artenpaar *E. aethiops*/*E. ligea* wurde das Vorkommen von sechs verschiedenen potentiellen Wirtspflanzen-Arten(gruppen) erfasst (vgl. Kapitel 3.3). Überregional spielt nur *Brachypodium pinnatum* eine wichtige Rolle als Wirtspflanze für *E. aethiops* (Abb. 4.40, Tab. 4.113). Das Vorkommen von *B. pinnatum* ist in besiedelten Habitaten signifikant erhöht. Bis auf Pflanzen aus der Gattung *Luzula*, die primär auf der Adelegg nachgewiesen werden konnte, weisen alle anderen potentiellen Wirtspflanzen höhere Werte in unbesiedelten Habitaten auf und spielen überregional gesehen keine Rolle für ein Vorkommen von *E. aethiops*. Mit *Brachypodium sylvaticum*, *Calamagrostis epigejos* und *Molinia* spp. weisen gleich drei Pflanzenarten(gruppen) signifikant erhöhte Werte in unbesiedelten Habitaten auf (Tab. 4.113).

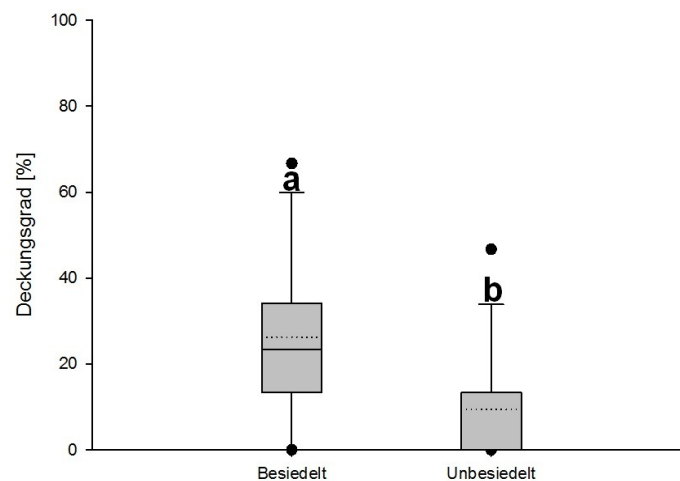


Abb. 4.40: Deckungsgrade von *Brachypodium pinnatum* in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Patches. Besiedelte Habitate verfügen über eine signifikant höhere Deckungsgrade als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Tab. 4.113: Deckungsgrade potentieller Wirtspflanzen in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitaten. *B. pinnatum* ist höchst signifikant häufiger in besiedelten, *C. epigejos*, *B. sylvaticum* und *Molinia* spp. in unbesiedelten Habitaten.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 77)	Unbesiedelt (n = 396)		
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	26,22 \pm 19,8	9,42 \pm 16,5	6551,0	***
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	1,94 \pm 6,3	7,57 \pm 14,1	11046,0	***
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	2,85 \pm 10,0	5,58 \pm 11,2	10868,0	***
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	1,63 \pm 6,3	4,87 \pm 13,4	12977,0	**
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	0,91 \pm 2,5	0,98 \pm 5,0	14949,5	n.s.
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	1,05 \pm 5,2	0,55 \pm 3,2	14983,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Bei genauerer Analyse der Vorkommen der potentiellen Wirtspflanzen getrennt nach Bezugsräumen ergibt sich jedoch ein durchaus anderes Bild. *B. pinnatum* ist demnach nur in besiedelten Habitaten der Schwäbischen Alb, der Oberen Gäue und des Tauberlandes wirklich dominant und signifikant häufiger als in unbesiedelten Flächen (Tab. 4.114). In Oberschwaben (4,8 %) scheint diese Wirtspflanze eine wesentlich geringere Rolle zu spielen und tritt in den besiedelten Habitaten des Westallgäuer Hügellandes und der Adelegg überhaupt nicht auf. Auch im letzten besiedelten Habitat im Albvorland konnte *B. pinnatum* in nur sehr geringer Deckung (0,7 %) nachgewiesen werden.

Im Hinblick auf alle Habitate ist *B. pinnatum* auf der Schwäbischen Alb signifikant häufiger als im Albvorland und in Oberschwaben. Dies gilt jedoch nicht für besiedelte *Patches*, deren Unterschiede nicht als signifikant zu werten sind.

Tab. 4.114: Deckungsgrade von *Brachypodium pinnatum* in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	6,32 ^a \pm 15,5	0,67 \pm 0	6,38 \pm 15,6	-	-
Obere Gäue	16,53 ^{a, b} \pm 16,1	26,53 ^a \pm 12,9	14,66 \pm 16,1	203,0	**
Oberschwaben	2,14 ^a \pm 8,0	4,76 ^a \pm 9,0	1,93 \pm 7,9	246,0	n.s.
Schwäbische Alb	21,35 ^b \pm 22,5	31,56 ^a \pm 21,6	16,65 \pm 21,4	1339,5	***
Tauberland	13,11 ^{a, b} \pm 6,4	18,89 ^a \pm 5,0	10,80 \pm 5,3	13,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Außerhalb Oberschwabens ist *Brachypodium sylvaticum* sehr häufig ein guter Indikator für das Fehlen von *E. aethiops* (Tab. 4.115). Diese recht schattentolerante Pflanze (vgl. ELLENBERG et al. 1996) wächst häufig im Hochwald oder am stark überschatteten Saum, Habitats, in denen *E. aethiops* für gewöhnlich fehlt. Dementsprechend tritt die Pflanze in den besiedelten Habitaten des Albvorlandes, der Oberen

Gäue und des Tauberlandes überhaupt nicht auf und ist auch in denjenigen der Schwäbischen Alb selten. Ihre Deckungsgrade sind in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb in besiedelten Habitaten signifikant reduziert. Ganz im Gegensatz dazu ist *B. sylvaticum* in den besiedelten Habitaten Oberschwabens (Westallgäuer Hügelland und Adelegg) signifikant häufiger als in unbesiedelten und teilweise die einzige potentielle Wirtspflanze. Dies und die enge Bindung der Imagines an *B. sylvaticum*-Fazies in den Habitaten lassen trotz fehlender Eiablagebeobachtungen darauf schließen, dass diese als potentielle Wirtspflanze für *E. aethiops* in Teilen Oberschwabens eine wichtige Rolle spielt. In besiedelten Habitaten Oberschwabens tritt *B. sylvaticum* außerdem signifikant häufiger auf als in den anderen Bezugsräumen.

Tab. 4.115: Deckungsgrade von *Brachypodium sylvaticum* in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	4,75 ^a \pm 9,5	0 \pm 0	4,80 \pm 9,6	-	-
Obere Gäue	4,40 ^a \pm 7,4	0 ^a \pm 0	5,23 \pm 7,8	156,0	***
Oberschwaben	6,53 ^a \pm 14,2	22,14 ^b \pm 25,7	5,29 \pm 12,3	123,5	**
Schwäbische Alb	6,02 ^a \pm 12,0	1,27 ^a \pm 4,1	8,22 \pm 13,8	1370,0	***
Tauberland	0,24 ^a \pm 0,6	0 ^a \pm 0	0,33 \pm 0,7	36,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Calamagrostis epigejos war in besiedelten Habitaten des Tauberlandes und der Oberen Gäue überhaupt nicht nachweisbar und spielt auch auf der Schwäbischen Alb und in Oberschwaben nur eine sehr untergeordnete Rolle (Tab. 4.116). Allein im Albvorland weist diese Pflanze erhöhte Deckungsgrade auf und ist hier signifikant häufiger als in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb. Da *C. epigejos* in Baden-Württemberg als Wirtspflanze belegt ist (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b), kann sie als mitgenutzte Art vor allem im Albvorland aber auch auf der Schwäbischen Alb und in Oberschwaben nicht ganz ausgeschlossen werden. Sie spielt jedoch keinesfalls eine bedingende Rolle für das Vorkommen von *E. aethiops*, sondern weist eher auf ein Fehlen der Art hin, da die Pflanze besonders auf den nur selten besiedelten Sturmwurfflächen hohe Deckungsgrade erreicht.

In den Oberen Gäuen ist *C. epigejos* in unbesiedelten Habitaten signifikant häufiger als in besiedelten.

Tab. 4.116: Deckungsgrade von *Calamagrostis epigejos* in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	15,63 ^b \pm 19,9	7,33 \pm 0	15,72 \pm 20,0	-	-
Obere Gäue	4,07 ^a \pm 10,0	0 ^a \pm 0	4,83 \pm 10,7	252,0	*
Oberschwaben	8,57 ^{a, b} \pm 13,2	1,48 ^a \pm 2,7	9,14 \pm 13,5	185,5	n.s.
Schwäbische Alb	2,95 ^a \pm 7,9	2,45 ^a \pm 7,5	3,18 \pm 8,0	2243,0	n.s.
Tauberland	0 ^a \pm 0	0 ^a \pm 0	0 \pm 0	45,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Die beiden zusammen erfassten Pflanzenarten der Gattung *Molinia* (*M. caerulea* und *M. arundinacea*) treten in Habitaten aller Bezugsräume auf (Tab. 4.117). Im Albvorland ist die Pflanzengattung signifikant häufiger vertreten als in den Oberen Gäuen, im Tauberland und auf der Schwäbischen Alb.

In besiedelten Habitaten existieren keine Unterschiede zwischen den Bezugsräumen. In Oberschwaben, auf der Schwäbischen Alb und in den Oberen Gäuen sind ihre Deckungsgrade jedoch sehr gering. Auch im Tauberland ist diese Gattung nur selten in besiedelten Habitaten zu finden. Dagegen ist *M. caerulea* im letzten besiedelten Habitat im Albvorland dominant (50 %) und konnte als Wirtspflanze (Eiablagebeobachtung, vgl. Kapitel 4.2.5) bestätigt werden. Auch in vielen ehemals besiedelten Habitaten des Albvorlandes ist *M. caerulea* aktuell noch weit verbreitet und kann damit als potentielle ehemalige Wirtspflanze gelten. Im Tauberland ist *M. caerulea* regelmäßig im lichten Waldesinnern zu finden, während *B. pinnatum* sehr häufig direkt am Waldsaum vorkommt. Inwieweit *E. aethiops* nicht nur die Saumbereiche zu Reproduktion nutzt, sondern auch die lichten Pfeifengras-Kiefernwälder, ist nicht bekannt. Beobachtungen der Imagines weisen jedoch darauf hin, dass die *Molinia*-Fazies durchaus auch im erweiterten Habitatspektrum der Art liegen und als Wirtspflanzen in diesem Bezugsraum dienen könnten. Unter diesen Voraussetzungen ist eine Nutzung der Gattung *Molinia* als Wirtspflanze in anderen Bezugsräumen ebenfalls nicht auszuschließen (Vorkommen etwa in besiedelten Habitaten des Albtraufs oder in ehemals besiedelten des Altdorfer Waldes in Oberschwaben).

Tab. 4.117: Deckungsgrade von *Molinia caerulea/arundinacea* in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	12,69 ^b \pm 19,6	50,00 \pm 0	12,30 \pm 19,3	-	-
Obere Gäue	1,10 ^a \pm 3,6	1,39 ^a \pm 2,6	1,04 \pm 3,7	340,5	n.s.
Oberschwaben	6,71 ^{a, b} \pm 16,6	0,48 ^a \pm 1,3	7,20 \pm 17,2	240,0	n.s.
Schwäbische Alb	0,49 ^a \pm 2,0	0,69 ^a \pm 2,7	0,40 \pm 1,5	2370,5	n.s.
Tauberland	1,30 ^a \pm 3,8	2,22 ^a \pm 5,4	0,93 \pm 3,1	45,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Carex sp. sind in besiedelten Habitaten Oberschwabens signifikant seltener als in unbesiedelten (Tab. 4.118).

Luzula sp. treten in Oberschwaben häufiger auf als in den übrigen Bezugsräumen und sind dort in besiedelten Habitaten signifikant häufiger als in unbesiedelten (Tab. 4.119). Auch auf der Schwäbischen Alb tritt diese Pflanzengattung in besiedelten Habitaten signifikant häufiger in Erscheinung.

Pflanzen der Gattung *Carex* und *Luzula* wurden primär zur Determination der Larvalhabitate von *E. ligea* erfasst und spielen für *E. aethiops* keine Rolle. Meist liegen ihre Wuchsorte zu sehr im kühl-feuchten Bereich. Auch auf der Adelegg, wo *Luzula* sp. häufig in der Nähe der von *E. aethiops* besiedelten Habitate wachsen, ist keinerlei Bindung der Art an diese Pflanzengattung zu erkennen.

Tab. 4.118: Deckungsgrade von *Carex* sp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	0,83 ^a \pm 3,2	3,33 \pm 0	0,80 \pm 3,2	-	-
Obere Gäue	0,91 ^a \pm 3,5	2,22 ^a \pm 5,4	0,66 \pm 3,0	366,0	n.s.
Oberschwaben	2,02 ^a \pm 9,3	1,48 ^a \pm 1,1	2,06 \pm 8,7	149,0	**
Schwäbische Alb	0,65 ^a \pm 1,7	0,50 ^a \pm 1,4	0,72 \pm 1,8	2195,5	n.s.
Tauberland	0 ^a \pm 0	0 ^a \pm 0	0 \pm 0	45,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Tab. 4.119: Deckungsgrade von *Luzula* sp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	0,32 ^a \pm 2,0	0 \pm 0	0,32 \pm 2,0	-	-
Obere Gäue	0 ^a \pm 0	0 ^a \pm 0	0 \pm 0	384,0	n.s.
Oberschwaben	1,49 ^a \pm 5,6	10,95 ^b \pm 14,5	0,74 \pm 3,5	192,0	**
Schwäbische Alb	0,03 ^a \pm 0,2	0,09 ^a \pm 0,4	0 \pm 0	2295,0	*
Tauberland	0 ^a \pm 0	0 ^a \pm 0	0 \pm 0	45,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 4], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Zusammenfassend ist davon auszugehen, dass *E. aethiops* in weiten Bereichen Baden-Württembergs *B. pinnatum* als Wirtspflanze nutzt, regional jedoch andere Wirtspflanzen eine durchaus wichtige Rolle spielen können. Dieser Annahme könnte darauf hindeuten, dass wahrscheinlich nicht das Vorkommen einer bestimmten Wirtspflanze entscheidend für ein Auftreten von *E. aethiops* ist, sondern weitere das Mikrohabitat bestimmende Parameter (in diesem Fall Deckungsgrade der Baum-, Strauch-, Kraut-, Moos- und Streuschichten) eine entscheidende Rolle für ein Vorkommen von *E. aethiops* spielen (s. 4.2.5).

4.2.4.17 Sonnenscheindauer

Besiedelte Habitats weisen im Juni eine durchschnittlich signifikant erhöhte, potentielle Besonnungsdauer im Vergleich zu unbesiedelten auf (Abb. 4.41, Tab. 4.120). Minimal war ein von *E. aethiops* besiedeltes Habitat 5,3 h besonnt, maximal 9,2 h.

Die Daten belegen somit die Notwendigkeit einer lichten Wald(-rand)struktur für das Vorkommen von *E. aethiops*, da die Art in schattigen Habitaten tendenziell fehlt.

Tab. 4.120: Potentielle Sonnenscheindauer im Juni in von *E. medusa* besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

	Sonnenscheindauer [h] \pm SD	min. Sonnenscheindauer [h]	max. Sonnenscheindauer [h]
Besiedelt	7,8 \pm 1	5,3	9,2
Unbesiedelt	7,6 \pm 1	5,0	9,4

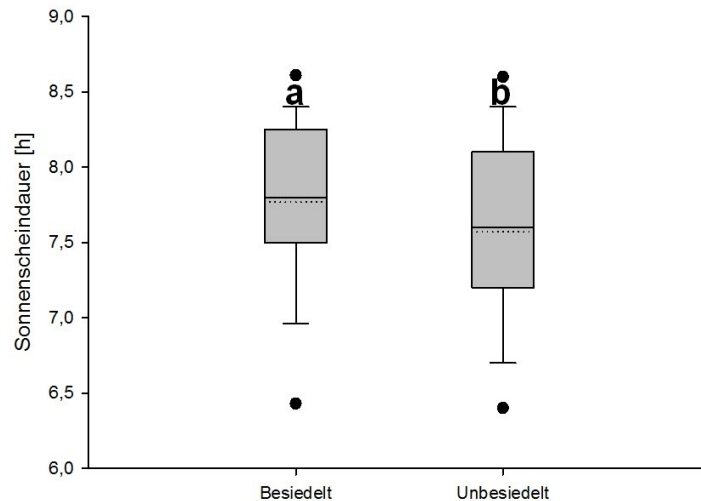


Abb. 4.41: Potentielle Sonnenscheindauer in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate verfügen über eine signifikant längere potentielle Besonnungsdauer als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Generell weisen Habitate in Oberschwaben eine signifikant erniedrigte Besonnungsdauer im Juni im Vergleich zu den Oberen Gäuen, der Schwäbischen Alb und dem Tauberland auf (Tab. 4.121).

Besiedelte Habitate sind ebenfalls in Oberschwaben signifikant weniger besonnt als in den anderen Bezugsräumen. In den Oberen Gäue verfügen besiedelte Habitate über signifikant längere potentielle Besonnungsdauern als unbesiedelte. Im Tauberland ist jedoch das Gegenteil der Fall, besiedelte *Patches* sind signifikant kürzer besonnt. Die Gründe hierfür sind je nach Bezugsraum unterschiedlich. In Oberschwaben, wo auch das besiedelte Habitat mit der durchschnittlich kürzesten Besonnungsdauer (5,3 h) liegt, werden vor allem auf der Adelegg auch stärker beschattete Habitate besiedelt. Generell weisen in diesem Bezugsraum häufig unbesiedelte Sturmwurfflächen höhere Besonnungsdauern als die noch besiedelten Habitate auf, sind jedoch aufgrund ihrer Struktur (fehlende Wirtspflanzen, kein geeignetes Mikroklima durch fehlende Moos- und Streuschichten, Eutrophierung) ungeeignet. Im Tauberland ist *E. aethiops* vermehrt im eher wechschattigen Saum oder im lichten Waldesinnern anzutreffen und meidet die offenen Strukturen. In den Oberen Gäuen dagegen ist *E. aethiops* vor allem am Saum der Halbtrockenrasen-Hänge anzutreffen, welche wiederum im Vergleich zu den Sturmwurfflächen höhere Besonnungsdauern aufweisen.

Generell ist in den Bezugsräumen die potentielle Besonnungsdauer hoch, in denen eher offene Strukturen besiedelt werden (Obere Gäue, Schwäbische Alb), während sie dort, wo vermehrt Waldhabitate besiedelt werden, niedrig ist (Albvorland, Tauberland, Oberschwaben).

Tab. 4.121: Potentielle Sonnenscheindauer in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	7,6 ^{a,b} \pm 1	7,7 \pm 0	7,6 \pm 1	-	-
Obere Gäue	7,8 ^b \pm 1	8,2 ^b \pm 1	7,7 \pm 1	227,0	*
Oberschwaben	7,2 ^a \pm 1	6,6 ^a \pm 1	7,3 \pm 1	194,0	n.s.
Schwäbische Alb	7,8 ^b \pm 1	7,9 ^b \pm 0	7,9 \pm 1	2102,5	n.s.
Tauberland	8,0 ^b \pm 1	7,6 ^b \pm 1	8,1 \pm 1	19,0	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 5], [***]; besiedelt: oneway [df: 4], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

In der Folge soll auf die jeweiligen Besonderheiten der Bezugsräume eingegangen und die jeweils entscheidenden Parameter für ein Vorkommen von *E. aethiops* dargestellt werden.

4.2.4.18 Albvorland

Da im Albvorland aktuell nur noch ein Vorkommen bekannt ist, soll dieses hier detailliert vorgestellt werden.

Die letzte bekannte Population von *E. aethiops* im Albvorland besiedelt im Schönbuch eine Offenfläche im Wald (Tab. 4.122).

Tab. 4.122: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter des besiedelten Habitats im Albvorland.

Vorkommen	Habitattyp	Höhenlage [m NN]	Flächengröße [ha]	Konnektivität [km]	Exposition	Inklination [°]	Nutzung
1/95 (1,05 %)	4	490	2,12	1	eben	1,03	Brache

Legende: Habitattyp 1 = Streuwiesenbrachen/*Molinia*-Brachen im Wald, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = äußere Waldränder, 5 = innere Waldränder, 6 = Sukzessionsflächen, 7 = lichte Kiefernwälder, 8 = Laubmischwälder, 9 = Moor-, Sumpf-, Au- und Bruchwälder, 10 = Nieder- und Mittelwälder.

Das etwa 2 ha große Resthabitat befindet sich bei Böblingen (MTB 7320) auf dem Standortübungsplatz der amerikanischen Streitkräfte (Abb. 4.42). Ein Teil des Habitats wird einmal jährlich gemäht, um das möglicherweise letzte Vorkommen des Wald-Läusekrauts (*Pedicularis sylvatica*) im Schönbuch zu erhalten. Diese Wiese dient *E. aethiops* als Nektarresevoir, allerdings wachsen auch in der umgebenden Brache vereinzelt Nektarpflanzen. Das eigentliche Habitat von *E. aethiops* stellt die umgebende Sukzessionsfläche – eine ehemalige Sturmwurflläche - dar, die vor einigen Jahren mit Laubbäumen aufgeforstet wurde. Durch die sehr dichte Pflanzung sind bereits größere Bereiche des für *E. aethiops* nutzbaren Habitats verloren gegangen. Die Art reproduziert ausschließlich in den noch offenen Brachebereichen, die von einem Streufilz aus *M. caerulea* und *C. epigejos* bedeckt werden. Die Population von *E. aethiops* ist zwar als mittelgroß einzuschätzen (2009: 13 Falter, 2010: 4 Falter, 2011: 40 Falter, 2012: 6 Falter), sie ist jedoch durch ihre isolierte Lage unmittelbar vom Aussterben bedroht. In den umliegenden Bereichen des Standortübungsplatzes existieren weitere Offenflächen, die jedoch nicht

zugänglich sind. Es wäre möglich, dass sich *E. aethiops* auch dort noch gehalten hat, Sichtkontrollen mit dem Fernglas sowie Kontrollgänge am Schutzzaun blieben jedoch erfolglos. Aufgrund der Tatsache, dass die Offenflächen innerhalb des Sperrgebiets deutlich weniger streu- und gräserreich strukturiert sind als das letzte noch besiedelte Habitat, ist davon auszugehen, dass auch diese mittlerweile aufgegeben wurden. Trotz guter Verknüpfung fand eine (Wieder-)Ausbreitung von *E. aethiops* etwa nach den Stürmen *Wiebke* und *Lothar* auf Sturmwurfflächen ebenso wenig statt wie eine Besiedlung angrenzender lichter Pfeifengras-Kiefernwälder. Möglicherweise ist die letzte Population genetisch mittlerweile derart verarmt, dass keinerlei flugaktive Falter mehr entstehen. Aus anderen Studien ist bekannt, dass Isolation zu einer erhöhten Mortalität dispergierender Tiere und in der Folge zu einer Selektion gegen dispersive Genotypen führen kann (CODY & OVERTON 1996, DEN BOER 1990, HEINO & HANSKI 2001, SCHKICKZELLE et al. 2006). Wenn hier ein Aussterben der Art innerhalb der nächsten Jahre verhindert werden soll, muss unbedingt zeitnah eingegriffen werden und das besiedelbare Habitat vergrößert werden (vgl. Kapitel 5.2.7).



Abb. 4.42: Letztes von *E. aethiops* besiedeltes Habitat im Albvorland.

Links: Teilaufgeforstete Offenfläche auf dem Standortübungsplatz Böblingen (MTB 7320). Die extrem gräser- und streureichen Offenflächen innerhalb des Waldes bieten *E. aethiops* letzte Lebensraumreste. Durch Aufforstung und Sukzession ist dieses Vorkommen vom Aussterben bedroht.

Rechts: Weiterer Blick in das letzte besiedelte Habitat im Albvorland. Die rechte Bildseite zeigt einen brachen, nektarreichen Saumbereich, der als Larvalhabitat dient, am linken Bildrand ist ein kleiner Ausschnitt der einschürigen Magerwiese dargestellt, die als Nektarhabitat dient.

4.2.4.19 Obere Gäue

Besiedelte Habitate in den Oberen Gäuen unterscheiden sich in zahlreichen Parametern von unbesiedelten (Tab. 4.123). Sie sind generell in niedrigeren Lagen zu finden und signifikant stärker südexponiert und hanggeneigt, was auch zu einer erhöhten potentiellen Besonnungsdauer führt.

Die Mikrohabitate sind gekennzeichnet von geringer Wuchshöhe der Krautschicht und signifikant erhöhten Deckungsgraden der Moosschicht, von Grus und der hier präferierten Wirtspflanze *B. pinnatum*. Demgegenüber steht das komplette Fehlen von *B. sylvaticum* und *C. epigejos* in besiedelten Habitaten.

Tab. 4.123: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches in den Oberen Gäuen. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 12)	Unbesiedelt (n = 64)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	507 \pm 76	537 \pm 51	201,0	**
Flächengröße [ha]	4,76 \pm 2,5	12,72 \pm 17,4	280,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,26 \pm 0,5	1,49 \pm 0,7	294,0	n.s.
Klima				
Exposition [°]	196,25 \pm 44,4	97,98 \pm 113,5	198,0	**
Inklination [°]	34,42 \pm 14,1	9,66 \pm 10,6	52,0	***
Sonnenscheindauer [h]	8,2 \pm 1	7,7 \pm 1	227,0	*
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	28,20 \pm 7,6	49,29 \pm 22,6	113,0	***
Baumschicht 1 Deckung [%]	11,39 \pm 14,5	14,19 \pm 20,8	357,5	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	9,45 \pm 14,7	16,09 \pm 19,3	317,5	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	6,94 \pm 7,6	11,15 \pm 14,0	347,5	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	15,00 \pm 13,5	13,18 \pm 10,6	374,0	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	10,55 \pm 8,6	19,35 \pm 16,2	256,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	77,50 \pm 8,0	72,68 \pm 13,1	300,0	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	68,06 \pm 22,5	40,81 \pm 33,5	202,5	**
Streuschicht Deckung [%]	54,31 \pm 23,5	40,51 \pm 29,8	282,0	n.s.
Offenboden Deckung [%]	5,56 \pm 5,4	8,59 \pm 11,7	369,5	n.s.
Rohboden Deckung [%]	2,50 \pm 4,6	7,60 \pm 11,3	285,5	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,83 \pm 2,9	0,39 \pm 1,2	377,5	n.s.
Grus Deckung [%]	1,53 \pm 4,0	0,08 \pm 0,6	325,5	*
Steine Deckung [%]	0,42 \pm 1,4	0,21 \pm 1,0	369,5	n.s.
Fels Deckung [%]	0,28 \pm 1,0	0,31 \pm 1,1	380,0	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	26,53 \pm 12,9	14,66 \pm 16,1	203,0	**
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	0 \pm 0	4,83 \pm 10,7	252,0	**
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	0 \pm 0	5,23 \pm 7,8	156,0	***
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	1,39 \pm 2,6	1,04 \pm 3,7	340,5	n.s.
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	2,22 \pm 5,4	0,66 \pm 3,0	366,0	n.s.
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	384,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* zeigen sich außerdem in der Exposition und im Habitattyp (Tab. 4.124). Südexpositionen und Kuppen überwiegen, während ebene Flächen eher gemieden werden. An den Südhängen entwickeln sich Brachen von Halbtrockenrasen

deren Besiedlungsgrad gegenüber Sukzessionsflächen signifikant erhöht ist.

Tab. 4.124: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate in den Oberen Gäuen, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ergeben sich für die Exposition und den Habitattyp.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							20,93	9	**
N	0	0	-0,6	2	3,13	-0,2			n.s.
NO	0	0	-0,4	1	1,56	0,2			n.s.
O	1	8,33	0,8	2	3,13	-0,3			n.s.
SO	0	0	-0,6	2	3,13	0,2			n.s.
S	6	50,00	2,4	9	14,06	-1,0			sig.
SW	1	8,33	0,1	5	7,81	0			n.s.
W	2	16,67	0,5	7	10,94	-0,2			n.s.
NW	0	0	-0,6	2	3,13	0,2			n.s.
eben	0	0	-2,3	33	51,56	1,0			sig.
Kuppe	2	16,67	2,2	1	1,56	-1,0			sig.
Habitattyp							23,14	5	***
Streuwiesenbrachen	0	0	-	0	0	-			-
Halbtrockenrasen	0	0	-0,4	1	1,56	0,2			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	7	58,33	3,2	7	10,94	-1,4			sig.
Äußere Waldränder	2	16,67	0,9	5	7,81	-0,4			n.s.
Innere Waldränder	0	0	-	0	0	-			-
Sukzessionsflächen	0	0	-2,6	42	65,63	1,1			sig.
Lichte Kiefernwälder	3	25,00	1,1	7	10,94	-0,5			n.s.
Laubmischwälder	0	0	-0,6	2	3,13	0,2			n.s.
Feuchtwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							1,22	3	n.s.
Brache	9	75,00	-0,3	53	82,81	0,1			n.s.
Schafweide	3	25,00	0,8	9	14,06	-0,3			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0	-0,4	1	1,56	0,2			n.s.
Mahd 1	0	0	-	0	0	-			-
Mahd 2	0	0	-0,4	1	1,56	0,2			n.s.

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Bei den Oberen Gäuen handelt es sich um einen im Nordteil (Heckengäu) nicht bis nur dünn besiedelten Bezugsraum. Mehrere, meist individuenarme Populationen existieren im Raum Horb a. N. und Nagold

(MTB 7418 und 7518; Abb. 4.43). Bei Gültlingen (MTB 7318; Abb. 4.43) überdauert die am weitesten nordöstlich gelegene Population, die ebenfalls nur noch aus wenigen Individuen besteht. Vorkommen von *E. aethiops* befinden sich häufig im Übergangsbereich von versaumten Halbtrockenrasen zu lichten Kiefernwäldern mit ausgeprägten, strukturreichen Saumbereichen. Die meist eher kleinflächigen, gut verknüpften und stark geneigten Habitate sind häufig südexponiert und liegen brach oder werden mit Schafen extensiv beweidet.

Die besiedelten Mikrohabitate zeichnen sich durch niedrige Deckungsgrade von Kraut- und Streuschichten bei erhöhten Moosschicht- und Offenbodenanteilen aus. Die dominierende Wirtspflanze ist eindeutig *Brachypodium pinnatum*. Die durchschnittliche Besonnungsdauer der Habitate ist sehr hoch.



Abb. 4.43: Von *E. aethiops* besiedelte Habitate in den Oberen Gäuen.

Links oben: Halbtrockenrasen und lichte Kiefernwälder bei Gültlingen in den Naturschutzgebieten Killberg und Bildstöckle (MTB 7318). Mittlerweile isoliert sind die nordöstlichsten, individuenarmen Vorkommen von *E. aethiops* in den Oberen Gäuen. Rund um den Fundort existiert ein großes Verbundnetz von Halbtrockenrasen, lichten Kiefernwäldern und mageren Saumbereichen, in dem auch der Kreuzdorn-Zipfelfalter (*Satyrium spini*) zu finden ist. Trotzdem steht *E. aethiops* hier am Rande des Aussterbens.

Rechts oben: Wacholderheide im NSG Unteres Tal bei Unterschwandorf (MTB 7418). In den Wacholderheiden rund um Unterschwandorf konnten noch mehrere kleine Vorkommen von *E. aethiops* nachgewiesen werden. Die Art besiedelt hier den oberen Saumbereich in direktem Kontakt zum lichten Kiefernwald.

Links unten: Bahndamm bei Nagold-Iselshausen im NSG Ziegelberg (MTB 7418). Auf den mageren und streureichen Hangschultern der Halbtrockenrasen-Böschungen fliegt *E. aethiops* noch recht zahlreich, auch das Esparsetten-Widderchen (*Zygaena carniolica*) kann hier noch angetroffen werden.

Rechts unten: Lichte Kiefernwaldbereiche im NSG Feuersteige bei Horb a. N. (MTB 7518). In den gräserreichen, von *B. pinnatum* dominierten, lichten Kiefernwäldern konnten vereinzelt Exemplare von *E. aethiops* nachgewiesen werden.

4.2.4.20 Oberschwaben

Besiedelte Habitate in Oberschwaben verfügen über signifikant geringere Höhen der Krautschicht und geringere Deckungsgrade niedriger Strauchschichten (Tab. 4.125). Dagegen sind die Deckungsgrade höherer Baumschichten, der Moosschicht, von Grus sowie der beiden Pflanzen(gattungen) *B. sylvaticum* und *Luzula* spp. signifikant erhöht. *Carex* spp. sind wiederum in unbesiedelten Habitaten signifikant häufiger.

Tab. 4.125: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches in Oberschwaben. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen der Parameter zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 7)	Unbesiedelt (n = 88)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	726 \pm 145	628 \pm 94	190,0	n.s.
Flächengröße [ha]	22,50 \pm 48,5	15,01 \pm 29,3	236,0	n.s.
Konnektivität [km]	2,08 \pm 1,1	1,37 \pm 0,7	186,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	65,71 \pm 92,4	59,94 \pm 97,5	287,5	n.s.
Inklination [°]	9,60 \pm 10,6	5,34 \pm 7,2	257,5	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	6,6 \pm 1	7,3 \pm 1	194,0	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	41,43 \pm 5,6	67,58 \pm 27,6	100,0	**
Baumschicht 1 Deckung [%]	47,62 \pm 34,0	21,23 \pm 25,9	149,5	*
Baumschicht 2 Deckung [%]	6,90 \pm 9,3	9,49 \pm 14,3	299,0	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	12,62 \pm 8,4	8,43 \pm 11,5	191,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	9,52 \pm 7,0	8,32 \pm 10,5	244,5	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	0,71 \pm 1,9	11,31 \pm 15,4	156,5	*
Krautschicht Deckung [%]	77,86 \pm 8,6	81,53 \pm 12,9	241,5	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	65,71 \pm 19,5	36,48 \pm 29,8	139,5	*
Streuschicht Deckung [%]	38,57 \pm 28,4	52,42 \pm 34,5	244,0	n.s.
Offenboden Deckung [%]	8,57 \pm 4,8	6,50 \pm 8,8	216,0	n.s.
Rohboden Deckung [%]	7,14 \pm 3,9	6,36 \pm 8,6	235,5	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	308,0	n.s.
Grus Deckung [%]	1,43 \pm 3,8	0,06 \pm 0,5	267,0	*
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	308,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0 \pm 0	0,08 \pm 0,7	304,5	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	4,76 \pm 9,0	1,93 \pm 7,9	246,0	n.s.
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	1,48 \pm 2,7	9,14 \pm 13,5	185,5	n.s.
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	22,14 \pm 25,7	5,29 \pm 12,3	123,5	**
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	0,48 \pm 1,3	7,21 \pm 17,2	240,0	n.s.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 7)	Unbesiedelt (n = 88)		
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	1,48 \pm 1,1	2,06 \pm 9,7	149,0	**
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	10,95 \pm 14,5	0,74 \pm 3,5	192,0	**

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Von *E. aethiops* besiedelte Habitats unterscheiden sich in Oberschwaben von unbesiedelten im Habitattyp (Tab. 4.126). Hier werden äußere Waldränder und Laubmischwälder gegenüber anderen Habitattypen bevorzugt.

Tab. 4.126: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitats in Oberschwaben, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats ergeben sich für den Habitattyp.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							4,19	9	n.s.
N	0	0	-0,5	4	4,55	0,2			n.s.
NO	0	0	-0,4	2	2,27	0,1			n.s.
O	1	14,29	0,8	5	5,68	-0,2			n.s.
SO	0	0	-0,3	1	1,14	0,1			n.s.
S	2	28,57	1,3	9	10,23	-0,4			n.s.
SW	0	0	-0,4	2	2,27	0,1			n.s.
W	0	0	-0,7	6	6,82	0,2			n.s.
NW	0	0	-0,5	3	3,41	0,1			n.s.
eben	4	57,14	-0,2	55	62,50	0			n.s.
Kuppe	0	0	-0,3	1	1,14	0,1			n.s.
Habitattyp							18,75	7	**
Streuwiesenbrachen	0	0	-0,9	10	11,36	0,2			n.s.
Halbtrockenrasen	0	0	-	0	0	-			-
Brachen von Halbtrockenrasen	0	0	-0,6	5	5,68	0,2			n.s.
Äußere Waldränder	1	14,29	2,2	1	1,14	-0,6			sig.
Innere Waldränder	0	0	-0,7	7	7,95	0,2			n.s.
Sukzessionsflächen	1	14,29	-1,3	46	52,27	0,4			n.s.
Lichte Kiefernwälder	0	0	-0,5	4	4,55	0,2			n.s.
Laubmischwälder	4	57,14	2,5	13	14,77	-0,5			sig.
Feuchtwälder	1	14	1,7	2	2,27	-0,5			n.s.
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							0,51	2	n.s.
Brache	7	100	0,2	82	93,18	0			n.s.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Schafweide	0	0	-	0	0	-			-
Pferde-/Kuhweide	0	0	-0,3	1	1,14	0,1			n.s.
Mahd 1	0	0	-0,6	5	5,68	0,2			n.s.
Mahd 2	0	0	-	0	0	-			-

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Im Bezugsraum Oberschwaben ist *E. aethiops* mittlerweile nur noch sehr selten anzutreffen. Die Art konnte in drei unterschiedlichen Naturräumen nachgewiesen werden. Im Unteren Illertal (MTB 7926 und 8026; Abb. 4.44) besiedelt sie lichte Laubmischwälder und Brennen der Illertalaue, im Westallgäuer Hügelland (MTB 8225; Abb. 4.44) Kahlschläge und offene Hangbereiche des Argentals und auf der Adelegg (MTB 8226 und 8326; Abb. 4.44) die eher lichten Bereiche der Tobeleinschnitte. Die besiedelten Habitate sind meist recht großflächig, schlecht verknüpft und eben oder südexponiert. Eine Nutzung außerhalb der forstlichen (gelegentlicher Holzaustrag) ist nicht erkennbar.

Aufgrund ihrer Lage innerhalb der Wälder zeichnen sich die Habitate durch hohe Deckungsgrade der Baumschichten und höherer Strauchschichten aus. Die Mikrohabitate verfügen über niedrige Deckungsgrade von Kraut- und Streuschichten bei hohen Moosschicht- und Offenbodenanteilen.

Bei der Wirtspflanzennutzung muss wiederum nach Naturräumen differenziert werden. So wird sehr wahrscheinlich sowohl im Westallgäuer Hügelland als auch auf der Adelegg auf sehr streuarmem Untergrund *B. sylvaticum* genutzt. Dagegen ist im Unteren Illertal *B. pinnatum* dominant, die streureichen Gräserfazies werden dort zusätzlich von *M. caerulea* und *C. epigejos* gebildet.

Die Zahl der Sonnenstunden im Juni ist in Oberschwaben vor allem aufgrund der schattigen Habitate auf der Adelegg sehr niedrig.

In der Folge werden die sieben noch bekannten Vorkommen genauer vorgestellt (Tab. 4.127):

Vorkommen 1: Brennen im Illertal bei Buxheim (MTB 7926)

Vorkommen 2: Lichte Laubmischwälder im Illertal bei Brunnen (MTB 8026)

Vorkommen 3: Waldsaum des Argentals bei Waltershofen (MTB 8225)

Vorkommen 4: Kahlschlagfläche am Südhang des Argentals bei Waltershofen (MTB 8225)

Vorkommen 5: Tobeleingang des Butzaustobels bei Eisenbach (MTB 8226)

Vorkommen 6: Weitläufige Saumstrukturen des Eisenbacher Tobels bei Eisenbach (MTB 8226)

Vorkommen 7: Säume und Mischwaldstrukturen im Südteil des Eisenbacher Tobels bei Eisenbach (MTB 8326)



Abb. 4.44: Von *E. aethiops* besiedelte Habitate in Oberschwaben.

Oben links: Eingang zum Butzaustobel auf der Adelegg (MTB 8226). Offener, vorderer Tobelabschnitt mit besonnt stehenden Beständen von *B. sylvaticum*. Hier konnten zwei Falter von *E. aethiops* sowie im weiteren Tobelverlauf auch *E. ligea* festgestellt werden.

Oben rechts: Eisenbacher Tobel auf der Adelegg (MTB 8226). Hochstaudenreicher, teilbeschatteter Tobelabschnitt mit guten Vorkommen von *E. aethiops* und *E. ligea*.

Mitte links: Brenne im Unteren Illertal bei Buxheim (MTB 7926). Kleiner Brennenrest im Auwald des Illertals mit halbtrockenrasenartigen Strukturen und streureichen Beständen von *B. pinnatum*. Neben *E. aethiops* fliegt hier auch das Rotbraune Wiesenvögelchen (*Coenonympha glycerion*).

Mitte rechts: Lichtwaldstrukturen im Buxheimer Wald bei Brunnen (MTB 8026). Recht großflächiges, extrem strukturreiches und lichtetes Waldgebiet im Illertal. Es befindet sich fast gänzlich auf bayerischem Landesgebiet, auf baden-württembergischer Seite existiert momentan nur konventioneller Hochwald. Neben *E. aethiops* und *E. ligea* fliegt hier auch der Gelbringfalter (*Lopinga achine*).

Unten links: Kahlschlag im Dettishofer Holz am Südhang des Argentals bei Waltershofen (MTB 8225). An diesem sehr steilen und offenen Hang konnte etwa ein Dutzend Falter von *E. aethiops* beobachtet werden. Am Hang wächst *B. sylvaticum*.

Unten rechts: Offenstelle am Sackhof am Südhang des Argentals bei Waltershofen (MTB 8225). Nur wenige hundert Meter Luftlinie vom vorigen Fundort entfernt existiert eine kleine, mit reichlich *B. sylvaticum* bewachsene Offenstelle am ansonsten von Hochwald umgebenen Südhang des Argentals.

Tab. 4.127: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der sieben noch bekannten, besiedelten Habitate in Oberschwaben.

Vorkommen	Habitattyp	Höhenlage [m NN]	Flächengröße [ha]	Konnektivität [km]	Exposition	Inklination [°]	Nutzung
1	9	569	10,86	3,22	eben	0,50	Brache
2	8	580	132,05	3,22	eben	0,46	Brache
3	4	645	0,35	2,57	S	25,27	Brache
4	6	656	0,66	2,57	S	22,22	Brache
5	8	889	2,71	0,83	O	13,11	Brache
6	8	858	8,41	1,08	eben	3,51	Brache
7	8	885	2,48	1,08	eben	2,11	Brache

Legende: Habitattyp 1 = Feucht-/Streuwiesenbrache, 2 = offener Halbtrockenrasen, 3 = versaufter Halbtrockenrasen, 4 = Äußerer Waldsaum, 5 = Innerer Waldsaum, 6 = Sukzessionsfläche, 7 = lichter Kiefernwald, 8 = lichter Laubmischwald, 9 = Moor-, Bruch-, Auwald, 10 = Nieder-/Mittelwald

4.2.4.21 Schwäbische Alb

Besiedelte Habitate auf der Schwäbischen Alb sind meist in größeren Höhenlagen gelegen und weisen signifikant niedrigere Deckungsgrade niedriger Baum- und Strauchschichten auf (Tab. 4.128). Außerdem sind die Anteile an Rohboden und die Deckungsgrade von *B. sylvaticum* signifikant reduziert. Dagegen verfügen besiedelte Habitate über signifikant erhöhte Deckungsgrade der Kraut- und Streuschichten sowie der präferierten Wirtspflanze *B. pinnatum* und von *Luzula* spp.

Tab. 4.128: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches auf der Schwäbischen Alb. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 47)	Unbesiedelt (n = 102)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	704 ± 73	737 ± 72	1699,5	**
Flächengröße [ha]	13,05 ± 18,5	8,16 ± 12,6	1950,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,23 ± 0,6	1,19 ± 0,5	2365,0	n.s.
Klima				
Exposition [°]	108 ± 104	134 ± 114	2046,5	n.s.
Inklination [°]	10,04 ± 9,8	13,59 ± 13,0	2002,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	7,9 ± 1	7,8 ± 1	2102,5	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	40,60 ± 15,2	42,01 ± 12,5	2126,0	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	12,13 ± 15,6	11,54 ± 19,3	2259,5	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	9,08 ± 17,3	15,34 ± 22,2	1936,0	*
Strauchschicht 1 Deckung [%]	5,46 ± 6,3	7,22 ± 10,7	2365,5	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	9,07 ± 8,2	10,13 ± 9,2	2259,5	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	10,82 ± 10,5	16,50 ± 15,2	1907,5	*

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 47)	Unbesiedelt (n = 102)		
Krautschicht Deckung [%]	83,72 \pm 7,5	78,24 \pm 11,0	1705,5	**
Moosschicht Deckung [%]	56,17 \pm 32,9	45,77 \pm 32,7	1969,5	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	68,51 \pm 20,8	46,41 \pm 30,4	1399,0	***
Offenboden Deckung [%]	1,99 \pm 3,1	4,23 \pm 6,6	1985,0	n.s.
Rohboden Deckung [%]	1,31 \pm 2,8	3,37 \pm 6,1	1934,0	*
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,11 \pm 0,5	0,13 \pm 0,7	2390,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0,11 \pm 0,7	0,15 \pm 0,9	2377,5	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0,43 \pm 1,8	2256,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0,46 \pm 1,5	0,16 \pm 1,0	2264,0	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	31,56 \pm 21,6	16,65 \pm 21,4	1339,5	***
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	2,45 \pm 7,5	3,18 \pm 8,0	2243,0	n.s.
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	1,27 \pm 4,1	8,22 \pm 13,8	1370,0	***
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	0,69 \pm 2,7	0,40 \pm 1,6	2370,5	n.s.
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	0,50 \pm 1,4	0,72 \pm 1,8	2195,5	n.s.
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	0,09 \pm 0,4	0 \pm 0	2295,0	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Besiedelte Habitate unterscheiden sich von unbesiedelten auf der Schwäbischen Alb außerdem im Habitattyp (Tab. 4.129). Äußere Waldsäume werden signifikant bevorzugt, während Sukzessionsflächen gemieden werden.

Tab. 4.129: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate auf der Schwäbischen Alb, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ergeben sich für den Habitattyp.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							5,87	9	n.s.
N	3	6,38	-0,4	9	8,82	0,3			n.s.
NO	0	0	-1,0	3	2,94	0,7			n.s.
O	3	6,38	0,5	4	3,92	-0,4			n.s.
SO	2	4,26	-0,8	9	8,82	0,5			n.s.
S	8	17,02	-0,4	21	20,59	0,3			n.s.
SW	6	12,77	0,9	7	6,86	-0,6			n.s.
W	3	6,38	-0,1	7	6,86	0,1			n.s.
NW	1	2,13	-0,6	5	4,90	0,4			n.s.
eben	18	38,30	0,7	30	29,41	-0,5			n.s.
Kuppe	3	6,38	-0,1	7	6,86	0,1			n.s.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Habitattyp							49,71	6	***
Streuwiesenbrachen	0	0	-	0	0	-			-
Halbtrockenrasen	0	0	-0,8	2	1,96	0,5			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	7	14,89	-1,1	26	25,49	0,7			n.s.
Äußere Waldränder	21	44,68	4,3	6	5,88	-2,9			sig.
Innere Waldränder	6	12,77	1,9	3	2,94	-1,3			n.s.
Sukzessionsflächen	7	14,89	-3,0	59	57,84	2,1			sig.
Lichte Kiefernwälder	5	10,64	1,0	5	4,90	-0,7			n.s.
Laubmischwälder	1	2,13	0,5	1	0,98	-0,3			n.s.
Feuchtwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							2,29	4	n.s.
Brache	38	80,85	0,4	75	73,53	-0,3			n.s.
Schafweide	8	17,02	-0,4	21	20,59	0,3			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0	-0,8	4	3,92	0,5			n.s.
Mahd 1	1	2,13	0,1	2	1,96	0			n.s.
Mahd 2	0	0	-	0	0	-			-

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Auf der Schwäbischen Alb ist *E. aethiops* weit verbreitet und an geeigneten Standorten individuenreich anzutreffen. Besiedelt werden häufig großflächige Komplexe aus Halbtrockenrasen, äußeren und inneren Waldrändern sowie lichten Kiefernwäldern, die gut verknüpft und meist eben bis leicht südexponiert sind (Abb. 4.45). Im Gegensatz zu anderen Bezugsräumen ist die Art hier auch regelmäßig auf Sturmwurfflächen anzutreffen. Die Habitate sind für gewöhnlich ungenutzt (bis auf mehrjährige Mulchmahd unter Hochstromleitungstrassen). Manche Halbtrockenrasen werden extensiv schafbeweidet.

Die Mikrohabitate zeichnen sich durch geringe Deckungsgrade der Baumschichten und Strauchschichten aus. Die Anteile an Kraut-, Moos- und Streuschichten sowie an Offenboden sind jeweils durchschnittlich. Die dominante Wirtspflanze ist eindeutig *B. pinnatum*. Die Anzahl potentieller Sonnenstunden liegt im oberen Bereich.



Abb. 4.45: Von *E. aethiops* besiedelte Habitate auf der Schwäbischen Alb.

Oben links: Lichter Kiefernforst und versaumte Halbtrockenrasen im FND Kreuzhalden auf der Hegualb bei Barga (MTB 8118). Hier finden sich die aktuell wohl südlichsten Ausläufer der Alb-Populationen.

Oben rechts: Magere Waldwegsäume um das NSG Kraftstein bei Mahlstetten (MTB 7919) auf der Westalb. Entlang der von *B. pinnatum* dominierten, streureichen und mageren Wegsäume sind *E. aethiops* und *E. ligea* sehr häufig. Auch der Thymian-Ameisenbläuling (*Maculinea arion*) konnte hier nachgewiesen werden.

Mitte links: Waldsäume bei Veringenstadt (MTB 7821) auf der mittleren Albhochfläche. Entlang der strukturreichen und mageren Waldsäume ist *E. aethiops* häufig, außerdem fliegt hier der Kreuzdorn-Zipfelfalter (*Satyrium spini*).

Mitte rechts: Sturmwurffläche bei Jungnau (MTB 7821) auf der mittleren Albhochfläche. Gräserreiche und lichte Sturmwurffläche inmitten von Hochwald. *E. aethiops* ist hier vereinzelt anzutreffen.

Unten links: Hochstromleitungstrasse bei Bingen (MTB 7821) auf der mittleren Albhochfläche. Auf den in mehrjährigen Abständen gemulchten und als Weihnachtsbaumkultur genutzten, streureichen und mageren Offenflächen unterhalb der Hochstromleitung ist *E. aethiops* sehr häufig, stellenweise sogar massenhaft anzutreffen.

Unten rechts: Gemeintal bei Zang (MTB 7226) auf der Ostalb. Streureiches Trockental mit Halbtrockenrasen-Elementen, hier fliegen sowohl *E. aethiops* als auch *E. ligea*.

4.2.4.22 Tauberland

Besiedelte Habitats im Tauberland zeichnen sich dadurch aus, dass sie signifikant weniger südexponiert sind und damit auch weniger Sonnenstunden erhalten (Tab. 4.130). Die Mikrohabitate verfügen über sehr geringe Deckungsgrade der Strauchschichten und ebenfalls signifikant verringerte Anteile an Offenbodenstellen. Dagegen sind die Deckungsgrade der Moos- und Streuschichten sowie der wichtigsten Wirtspflanze *B. pinnatum* signifikant erhöht.

Tab. 4.130: Übersicht über die in den untersuchten Habitats erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches im Tauberland. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 6)	Unbesiedelt (n = 15)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	308 \pm 42	315 \pm 34	35,0	n.s.
Flächengröße [ha]	6,46 \pm 4,4	11,82 \pm 10,7	33,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,66 \pm 0,2	1,39 \pm 0,4	23,0	n.s.
Klima				
Exposition [°]	109 \pm 56	167 \pm 76	15,5	*
Inklination [°]	22,32 \pm 14,1	25,12 \pm 12,3	41,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	7,6 \pm 1	8,1 \pm 1	19,0	*
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	42,50 \pm 11,3	38,67 \pm 9,5	29,0	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	38,33 \pm 19,2	25,56 \pm 14,7	21,0	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	4,06 \pm 6,5	5,89 \pm 9,8	41,5	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	13,61 \pm 9,0	8,07 \pm 6,2	28,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	3,33 \pm 4,1	12,00 \pm 6,8	14,5	*
Strauchschicht 3 Deckung [%]	2,50 \pm 4,2	11,56 \pm 9,2	19,5	*
Krautschicht Deckung [%]	86,67 \pm 6,1	81,00 \pm 11,4	31,5	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	73,33 \pm 11,3	23,33 \pm 18,2	1,5	***
Streuschicht Deckung [%]	76,67 \pm 16,3	52,56 \pm 24,7	15,5	*
Offenboden Deckung [%]	1,67 \pm 2,6	8,67 \pm 6,9	14,0	*
Rohboden Deckung [%]	1,67 \pm 2,6	3,89 \pm 2,8	27,0	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	45,0	n.s.
Gras Deckung [%]	0 \pm 0	2,22 \pm 3,6	27,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	1,82 \pm 4,0	36,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0 \pm 0	0,67 \pm 1,5	36,0	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	18,88 \pm 5,0	10,80 \pm 5,4	13,5	*
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	45,0	n.s.
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	0 \pm 0	0,33 \pm 0,7	36,0	n.s.
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	2,22 \pm 5,4	3,08 \pm 0,8	45,0	n.s.
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	45,0	n.s.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 6)	Unbesiedelt (n = 15)		
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	45,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Für das Tauberland ergeben sich bezüglich Exposition, Habitattyp und Nutzung keinerlei signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten (Tab. 4.131).

Tab. 4.131: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate im Tauberland, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten ergeben sich für die Gesamtanalyse nicht.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							7,82	5	n.s.
N	0	0	-0,5	1	6,67	0,3			n.s.
NO	0	0	-	0	0	-			-
O	0	0	-0,5	1	6,67	0,3			n.s.
SO	4	66,67	1,7	2	13,33	-1,1			n.s.
S	1	16,67	-0,7	6	40,00	0,4			n.s.
SW	0	0	-1,1	4	26,67	1			n.s.
W	0	0	-	0	0	-			-
NW	0	0	-	0	0,00	-			-
eben	1	16,67	0,6	1	6,67	-0,4			n.s.
Kuppe	0	0	-	0	0	-			-
Habitattyp							5,97	3	n.s.
Streuwiesenbrachen	0	0	-	0	0	-			-
Halbtrockenrasen	0	0	-0,5	1	6,67	0,3			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	0	0	-1,4	7	46,67	0,9			n.s.
Äußere Waldränder	2	33,33	1,2	1	6,67	-0,8			n.s.
Innere Waldränder	0	0	-	0	0	-			-
Sukzessionsflächen	0	0	-	0	0	-			-
Lichte Kiefernwälder	4	66,67	0,7	6	40,00	-0,4			n.s.
Laubmischwälder	0	0	-	0	0	-			-
Feuchtwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							1,22	3	n.s.
Brache	4	66,67	0,1	9	60,00	-0,1			n.s.
Schafweide	1	16,67	0,6	1	6,67	-0,4			n.s.
Pferde-/Kuhweide	0	0	-	0	0	-			-

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Mahd 1	1	16,67	-0,5	5	33,33	0,3			n.s.
Mahd 2	0	0	-	0	0	-			-

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Im Tauberland ist *E. aethiops* zerstreut verbreitet (MTB 6323 und 6424; Abb. 4.46) und tritt meist in individuenarmen Populationen auf. Die Art nutzt hier die Übergangsbereiche von strukturreichen äußeren Waldsäumen hin zum lichten Kiefernwald. Zur Nektaraufnahme fliegt sie auch auf den angrenzenden Halbtrockenrasen. Die recht großflächigen, mäßig gut verknüpften Habitate sind häufig sehr steil und süd- bis südostexponiert. Eine Nutzung war nur in Einzelfällen erkennbar. Meist liegen die Flächen brach.

Die Mikrohabitate sind geprägt von hohen Deckungsgraden der Baum- und höheren Strauchschichten sowie der Kraut-, Moos- und Streuschichten bei geringen Offenbodenanteilen. Die dominante Wirtspflanze ist *B. pinnatum*, an einzelnen Standorten könnte auch *M. caerulea* eine Rolle spielen.

Die Anzahl der Sonnenstunden ist durchschnittlich, liegt jedoch signifikant unter der unbesiedelter Habitate.

Im Laufe der Untersuchungen konnten sechs Vorkommen im Tauberland nachgewiesen werden, die in der Folge detaillierter vorgestellt werden (Tab. 4.132). Aufgrund der geringen Individuendichte der Art und der weitläufigen Habitatkomplexe ist davon auszugehen, dass noch weitere Vorkommen in diesem Bezugsraum existieren.

Vorkommen 1: Wald- und Wegrandsäume zwischen den NSGs Haigergrund und Langenfeld (MTB 6323)

Vorkommen 2: Lichte Kiefernwälder im Taubenloch bei Kilsheim (MTB 6323)

Vorkommen 3: Wald- und Wegrandsäume im NSG Stammberg bei Tauberbischofsheim (MTB 6323)

Vorkommen 4: Lichte Kiefernwaldsäume im Ramstal bei Oberlauda (MTB 6424)

Vorkommen 5: Waldsäume und Halbtrockenrasen-Brachen am Hohberg bei Schweigern (MTB 6424)

Vorkommen 6: Waldsäume in den Rebhalden bei Sachsenflur (MTB 6424)

Tab. 4.132: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der sechs bekannten, besiedelten Habitate im Tauberland.

Vorkommen	Habitattyp	Höhenlage [m NN]	Flächengröße [ha]	Konnektivität [km]	Exposition	Inklination [°]	Nutzung
1	4	293	5,27	1,33	S-O	5,11	Brache
2	7	391	5,64	1,67	eben	3,96	Brache
3	7	277	6,11	2,00	S	29,82	Brache
4	7	307	3,95	1,67	S-O	27,62	Schafweide
5	7	280	14,98	1,68	S-O	36,43	Mahd 1
6	4	300	2,79	1,58	S-O	30,99	Brache

Legende: Habitattyp 4 = Äußerer Waldsaum, 7 = lichter Kiefernwald



Abb. 4.46: Von *E. aethiops* besiedelte Habitate im Tauberland.

Oben links: Wegsäume zwischen den Naturschutzgebieten Langenfeld und Haigergrund bei Königheim (MTB 6323). Die mageren, gräser- und blütenreichen Wegsäume dienen zahlreichen Tagfalterarten als Habitat. Hier ist *E. aethiops*, im Gegensatz zu den offenen Halbtrockenrasen-Hängen der Naturschutzgebiete, noch regelmäßig anzutreffen.

Oben rechts: Waldsäume am NSG Haigergrund bei Königheim (MTB 6323). In direkter Verbindung mit obigem Habitat stehen die mageren Waldsäume am Fuße des NSG Haigergrund. Hier ist neben *E. aethiops* auch der Kreuzdorn-Zipfelfalter (*Satyrion spini*) anzutreffen.

Unten links: Waldränder und Lichtwaldstrukturen im Taubenloch bei Külsheim (MTB 6323). Entlang der lichten Kiefern- und Laubmischwälder fliegt *E. aethiops* an strukturreichen Waldsäumen.

Unten rechts: Halbtrockenrasen-Brachen im NSG Stammberg bei Tauberbischofsheim (MTB 6424). In diesem großflächigen und extrem strukturreichen Naturschutzgebiet mit Halbtrockenrasen, lichten Kiefernwäldern und Saumstrukturen ist *E. aethiops* noch ganz vereinzelt anzutreffen.

4.2.4.23 Vorkommen von *E. aethiops* in weiteren Naturräumen

Südliche Oberrheinebene: Im Naturraum Markgräfler Rheinebene (MTB 8011 und 8111; Abb. 4.47) besiedelt *E. aethiops* mittelwaldartig gepflegte Wälder und lichte Kiefernwälder in der durch die Tulla'sche Rheinkorrektur entstandenen Trockenaue. Die großflächigen, gut verknüpften und eben liegenden Wälder werden in mehrjährigem Turnus nach traditioneller Art der Mittelwaldnutzung aufgelichtet (vgl. Kapitel 5.2.6).

In der Folge werden die drei dort nachgewiesenen Vorkommen genauer beschrieben (Tab. 4.133).

Vorkommen 1: Lichte Kiefernwälder und breite Wegräume im Pfannenschmidtsköpfe bei Hartheim (MTB 8011; Abb. 4.47)

Vorkommen 2: Lichte Kiefernwälder und Wegräume im Rheinwald bei Hartheim (MTB 8011; Abb. 4.47)

Vorkommen 3: Mittelwälder des NSG Grißheimer Trockenaue bei Grißheim (MTB 8111; Abb. 4.47)

Tab. 4.133: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter der drei bekannten, besiedelten Habitats in der Oberrheinebene.

Vorkommen	Habitattyp	Höhenlage [m NN]	Flächengröße [ha]	Konnektivität [km]	Exposition	Inklination [°]	Nutzung
1	7	200	2,09	1,42	eben	0,37	Brache
2	7	200	18,39	1,50	eben	0,48	Brache
3	10	214	96,29	1,75	eben	0,50	Brache

Legende: Habitattyp 7 = lichter Kiefernwald, 10 = Nieder-/Mittelwald

Die Mikrohabitate weisen hohe Anteile größerer Baumschichten (40,7 %) bei durchschnittlichen Deckungsgraden der Strauchschicht auf. Die Deckungsgrade der Kraut- (86,7 %), und Streuschicht (75 %) sind ebenfalls sehr hoch. Die dominierende Wirtspflanze ist *B. pinnatum* (21,1 %). Die Anzahl der Sonnenstunden im Juni ist mit 7,6 h durchschnittlich.



Abb. 4.47: Von *E. aethiops* besiedelte Habitate in der Oberrheinebene.

Oben links: Magere Waldsäume im Pfannenschmidtsköpfe bei Hartheim (MTB 8011). In diesem strukturreichen und lichten Waldgebiet ist *E. aethiops* nur ganz vereinzelt an eher mesophilen, luftfeuchten und eher beschatteten Bereichen anzutreffen. An den offeneren Stellen mit Mittelwaldnutzung fliegt z.B. das Blaukernauge (*Minois dryas*).

Oben rechts: Magere Wegsäume und lichte Kiefernwälder im Rheinwald bei Hartheim (MTB 8011). Ebenfalls extrem abwechslungsreiches und liches Waldbild. *E. aethiops* bevorzugt auch hier die mesophilen und schattigeren Bereiche und kommt dort zusammen mit dem Gelbringfalter (*Lopinga achine*) vor.

Unten links: Mittelwaldartig gepflegte Wälder des NSG Käfigeckengrund in der Grißheimer Trockenaue (MTB 8111). In diesem großflächigen Naturschutzgebiet, das in der traditionellen Weise als Mittelwald genutzt wird, fliegt *E. aethiops* wiederum in den saumreichen, schattigeren Bereichen. Im Mittelwald sind etwa der Gelbringfalter (*Lopinga achine*), der Weiße Waldportier (*Brintesia circe*), der Kreuzdorn-Zipfelfalter (*Satyrrium spini*) und der Braune Eichen-Zipfelfalter (*Satyrrium ilicis*) anzutreffen.

Unten rechts: Mittelwaldartig gepflegte Wälder des NSG Käfigeckengrund in der Grißheimer Trockenaue (MTB 8111). Weiterer Habitatausschnitt aus den strukturreichen Mittelwäldern, *E. aethiops* kommt hier regelmäßig jedoch keinesfalls häufig vor.

Keuperwaldberge

Im Naturraum Schwäbisch-Fränkische Waldberge existiert bei Schwäbisch Hall (MTB 6924) ein weiteres mittlerweile wahrscheinlich komplett isoliertes, individuenreiches Vorkommen von *E. aethiops* (Tab. 4.134).

Tab. 4.134: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter besiedelter Habitate in den Keuperwaldbergen.

Vorkommen	Habitattyp	Höhenlage [m NN]	Flächengröße [ha]	Konnektivität [km]	Exposition	Inklination [°]	Nutzung
1/4 (25 %)	8	437	14,46	0,85	eben	0,48	Brache

Legende: Habitattyp 1 = Streuwiesenbrachen/*Molinia*-Brachen im Wald, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = äußere Waldränder, 5 = innere Waldränder, 6 = Sukzessionsflächen, 7 = lichte Kiefernwälder, 8 = Laubmischwälder, 9 = Moor-, Sumpf-, Au- und Bruchwälder, 10 = Nieder- und Mittelwälder.

Ähnlich wie im Albvorland besiedelt auch diese Population einen ehemaligen Truppenübungsplatz, der heute als Bannwald ausgewiesen ist (RUDMANN & WOLF 2007). Das sehr lichte und strukturreiche Habitat ist im Vergleich zum letzten besiedelten *Patch* des Albvorlandes deutlich großflächiger (Abb. 4.48). Die momentan brachliegende, fast ebene Fläche ist außerdem gut verknüpft mit weiteren Offenstellen im selben Waldgebiet.

Die Mikrohabitate zeichnen sich durch niedrige Deckungsgrade der Baum- und Strauchschichten bei sehr hohen Anteilen der Kraut- (100 %) und Streuschicht (90 %) aus. Die häufigste potentielle Wirtspflanze im Gebiet ist *C. epigejos* (16,7 %), jedoch sind auch *M. caerulea* (10 %) und *B. pinnatum* (6,7 %) gut vertreten. Die Sonnenscheindauer ist mit 7,5 h durchschnittlich.

Durch die Ausweisung als Bannwald, die jegliche Nutzung im Habitate untersagt, ist sowohl das Vorkommen von *E. aethiops* als auch das der syntop auftretenden FFH-Art Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*) akut durch Sukzession gefährdet (vgl. Kapitel 5.2.7).



Abb. 4.48: Von *E. aethiops* besiedeltes Habitat in den Keuperwaldbergen. Ehemaliges Militärgelände im Waldgebiet Altpöck bei Schwäbisch Hall (MTB 6924). Beide Abbildungen zeigen die gräser- und streureichen, von *C. epigejos*, *M. caerulea* und *B. pinnatum* dominierten Offenflächen im Wald. *E. aethiops* ist hier sehr häufig, das Habitat ist jedoch als Bannwald ausgewiesen und deshalb akut von Sukzession bedroht.

4.2.5 Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitate (Hypothesen 3, 5)

4.2.5.1 Wirtspflanzen

Im Gegensatz zu *E. medusa* sind für die Larven von *E. aethiops* auch unter Freilandbedingungen verschiedene Süßgräser als Wirtspflanzen belegt (Tab. 4.135). Die Unterscheidung zwischen im Freiland beobachtetem Wirtspflanzenfraß und Nahrungsaufnahme unter Zuchtbedingungen ist wichtig, da sich gerade Arten aus der Unterfamilie der Satyrinae in der Zucht überaus opportunistisch zeigen und aus dem Freiland unbekannte Wirtspflanzen akzeptieren oder gar den Freiland-Wirtspflanzen vorziehen (vgl. BERGMANN 1996). Folgende Arten sind belegt:

Tab. 4.135: Von *E. aethiops* genutzte, im Freiland bestätigte Wirtspflanzen nach Regionen.

Wirtspflanze/Quelle	Region
<i>Brachypodium pinnatum</i> ^{1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9}	Mitteleuropa (Deutschland, Frankreich), Alpenregion
<i>Brachypodium sylvaticum</i> ⁹	Mitteleuropa (Deutschland)
<i>Bromus erectus</i> ^{1, 6, 7, 8, 9}	Mitteleuropa (Deutschland), Alpenregion
<i>Calamagrostis epigejos</i> ^{1, 8}	Mitteleuropa (Deutschland)
<i>Luzula nivea</i> ^{6, 7, 8}	Alpenregion
<i>Carex ferruginea</i> ⁷	Alpenregion
<i>Carex sempervivens</i> ^{6, 7, 8}	Alpenregion
<i>Carex nigra</i> ⁷	Alpenregion
<i>Carex flacca</i> ³	Nordwesteuropa
<i>Festuca rubra</i> ⁷	Alpenregion
<i>Festuca ovina</i> s. ^{1, 3, 6, 7, 8, 11}	Alpenregion, Nordwesteuropa
<i>Poa trivialis</i> ^{6, 7, 8}	Alpenregion
<i>Briza media</i> ^{6, 7, 8}	Alpenregion
<i>Dactylis glomerata</i> ^{3, 6, 7}	Alpenregion, Nordwesteuropa
<i>Deschampsia cespitosa</i> ³	Nordwesteuropa
<i>Deschampsia flexuosa</i> ³	Nordwesteuropa
<i>Agrostis capillaris</i> ³	Nordwesteuropa
<i>Anthoxanthum odoratum</i> ^{3, 6, 7, 8}	Alpenregion, Nordwesteuropa
<i>Molinia caerulea</i> ^{3, 8, 12}	Mitteleuropa (Deutschland), Nordwesteuropa
<i>Sesleria caerulea</i> ^{8, 10, 11}	Nordwesteuropa

Legende: 1 = EBERT & RENNWALD (1991b), 2 = GOFFART et al. (1999), 3 = KIRKLAND (2012), 4 = LEOPOLD (2006), 5 = RETZLAFF & KINKLER (2004), 6 = SBN (1987), 7 = SONDEREGGER (2005), 8 = TOLMAN & LEWINGTON (1998), 9 = WAGNER (schriftl.), 10 = J. A. THIOMAS (1992), 11 = BEAUMONT (1995), 12 = BOLZ (mündl.).

Eine der wichtigsten Wirtspflanzen, die auch für weite Bereiche Deutschlands belegt ist, ist die Fiederzwenke (*Brachypodium pinnatum*). In Baden-Württemberg wurden Larvalstadien bisher an *B. pinnatum*, *B. sylvaticum*, *Bromus erectus* und *Calamagrostis epigejos* gefunden (EBERT & RENNWALD 1991b, WAGNER schriftl.). Regional kann eine deutliche Spezialisierung auf wenige bzw. nur eine Wirtspflanze vorliegen. Dies ist vor allem am Arealrand des Verbreitungsgebietes von *E. aethiops* der Fall (vgl. LEOPOLD 2006).

4.2.5.2 Eiablage-, Larval- und Mikrohabitat

Ähnlich wie für *E. medusa* wurden auch für *E. aethiops* meist die umgebenden Makrohabitate und nur in seltenen Fällen die Mikrohabitate mit den Wirtspflanzen der Raupen notiert. Deshalb existieren nur wenige Aufzeichnungen über die exakten biotischen und abiotischen Bedingungen von den Eiablagestellen und den Larvalhabitaten (s. Kapitel 5).

Im Laufe der Untersuchungen konnte in einigen Fällen die Eiablage von *E. aethiops* beobachtet werden (Tab. 4.136). Sie erfolgte dabei meist an die apikalen Bereiche abgestorbener Pflanzenreste, die von umgebenden Wirtspflanzen gebildet wurden (vgl. DENNIS 1982, LEOPOLD 2006). Bei den belegten Eiablagepflanzen handelte es sich in fast allen Fällen um *B. pinnatum*, in einem Fall um *M. caerulea*. Aufgrund der Beobachtungen im südöstlichen Oberschwaben (Westallgäuer Hügelland und Adelegg) sowie aufgrund von Literaturangaben (Tab. 4.135) gehören wahrscheinlich auch *B. sylvaticum* und *C. epigejos* zum Wirtspflanzenspektrum in Baden-Württemberg.

B. pinnatum dient im Tauberland, in der Kocher-Jagst-Region, in den Keuperwaldbergen, im Albvorland, in den Oberen Gäuen, in Oberschwaben (Unteres Illertal), auf der Schwäbischen Alb und am südlichen Oberrhein als Wirtspflanze. *M. caerulea* ist als Wirtspflanze dagegen nur aus dem Albvorland belegt, könnte aber auch im Tauberland, in den Keuperwaldbergen und in Oberschwaben als Wirtsgras genutzt werden. *B. sylvaticum* ist an den Fundorten von *E. aethiops* im Westallgäuer Hügelland und auf der Adelegg immer und in meist dominanter Ausprägung anzutreffen, wohingegen alle anderen potentiellen Wirtspflanzen fehlen, weshalb ihre Nutzung in diesen Naturräumen als wahrscheinlich gelten kann. *C. epigejos* ist als Wirtspflanze auf der Schwäbischen Alb belegt (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b). Ihre Nutzung scheint außerdem im Albvorland, in den Keuperwaldbergen und in Oberschwaben (Unteres Illertal) möglich. Außerdem wird in der Literatur noch *B. erectus* als bestätigte Wirtspflanze erwähnt (EBERT & RENNWALD 1991b).

Dies lässt darauf schließen, dass *E. aethiops* in Baden-Württemberg als oligophag bis polyphag einzustufen ist. Dies ist nicht verwunderlich, da die Art in der Schweiz (hier allerdings teilweise im alpinen Bereich) doch mindestens 12 verschiedene Wirtspflanzen nutzt (SONDEREGGER 2005).

Tab. 4.136: Eiablagebeobachtungen von *E. aethiops* in Baden-Württemberg.

Nr.	Bezugsraum	MTB	Lokalität	Datum	Art der Beobachtung	Eiablagesubstrat
1	Albvorland	7320	Böblingen, Standortübungsplatz	13.08.11	Eiablage	<i>Molinia caerulea</i>
2	Obere Gäue	7418	Unterschwandorf, Wacholderheide	04.08.09	Eiablage	<i>Brachypodium pinnatum</i> (verdorrt)
3	Schwäbische Alb	7621	Trochtelfingen, Hasental	10.08.11	Eiablage	<i>Brachypodium pinnatum</i> (verdorrt)
4	Schwäbische Alb	7721	Stetten u. H., magere Waldsäume	10.08.11	Eiablage	<i>Brachypodium pinnatum</i>
5	Schwäbische Alb	7919	Mahlstetten, NSG Kraftstein	25.07.11	Eiablage	<i>Brachypodium pinnatum</i>

Deutlich wichtiger als die Wirtspflanze an sich, ist die Struktur des Larvalhabitates. Die beobachteten Eiablagen fanden entweder in Brachen oder in Randbereichen schafbeweideter Flächen statt (Tab. 4.137). Exposition und Inklinatation waren dabei sehr unterschiedlich. Bis auf Nordexpositionen wurden jegliche Expositionen zur Eiablage genutzt, die Inklinatation schwankt zwischen fast ebenen Flächen (0,8 °) bis hin zu recht steilen Halbtrockenrasen-Hängen (29,8 °) bei einer durchschnittlichen Hangneigung von 13,3°.

Die besiedelten verbuschten Halbtrockenrasen und lichten Kiefern-Trockenwälder sind in den meisten Fällen südexponiert. In der Schweiz liegen 75 % aller Fundorte ebenfalls im Bereich Ost bis Südwest (SONDEREGGER 2005).

Die potentielle Sonnenscheindauer am Eiablageplatz betrug zwischen 7,6 und 8,6 h (durchschnittlich 7,9 h).

Tab. 4.137: Abiotische Parameter in Habitaten mit Eiablagebeobachtungen von *E. aethiops*.

Nr.	Habitattyp	Nutzung	Exposition	Inklation [°]	Sonnenscheindauer [h]
1	Offenfläche im Wald	Brache	eben	1,03	7,7
2	Versaumter Halbtrockenrasen	Schafweide	O	29,79	8,6
3	Magere Waldsäume	Brache	W	6,67	7,6
4	Lichter Kiefernforst	Schafweide	S-W	28,46	7,6
5	Lichtwaldbereiche	Brache	eben	0,76	8
MW				13,34	7,9

Legende: MW = Mittelwert

Neben einer ausreichenden Besonnung sind vor allem hohe Deckungsgrade von Moos- und Streuschicht wichtig (Tab. 4.138). Die Überschattung durch Baumschichten beträgt durchschnittlich nur 17 %, die Deckungsgrade der Strauchschichten sind mit 14,7 % noch etwas niedriger. Hieraus ergibt sich ein kleinräumiger Wechsel aus Licht- und Schattenflecken (vgl. LEOPOLD 2006). Die Krautschicht ist mit 84,3 % sehr deckend, die Mooschicht erreicht nur durchschnittliche 58 %. Zwei Drittel der Fläche der Eiablageplätze sind durchschnittlich von einer Streuschicht bedeckt. Dementsprechend niedrig fallen die Offenbodenanteile mit 1 % aus. Die Deckungsgrade der Wirtspflanzen sind stark erhöht und nehmen fast ein Drittel (29,3 %) der Fläche (der Krautschicht) ein.

Die teilweise beschattenden Baum- und Strauchschichten tragen zusammen mit den hohen Deckungsgraden von Kraut-, Moos- und Streuschicht zu einem frisch-feuchten Milieu bei, das einerseits der Besonnung ausgesetzt ist, andererseits auch als Feuchtigkeitsspeicher dient.

Tab. 4.138: Deckungsgrade [%] der Vegetationsschichten in Habitaten mit Eiablagebeobachtungen von *E. aethiops*.

Nr.	Baumschichten	Strauchschichten	Krautschicht	Moosschicht	Streuschicht	Offenboden	Wirtspflanze
1	3,33	5	90	31,67	100	0	50
2	6,67	21,66	76,67	80	30	0	23,33
3	40	10	85	60	60	5	16,67
4	10	11,67	80	33,33	75	0	33,33
5	25	25	90	85	70	0	23,33
MW	17	14,67	84,33	58	67	1	29,33

Legende: MW = Mittelwert

Als leicht idealisiertes Schema, das die Ansprüche von *E. aethiops* an sein Eiablage- und Larvalhabitat hinreichend beschreibt, soll folgende Grafik (Abb. 4.49) dienen. Sie stellt ein Abbild des Habitats einer beobachteten Eiablage auf der Schwäbischen Alb (Mahlstetten, vgl. Abb. 4.45) dar.

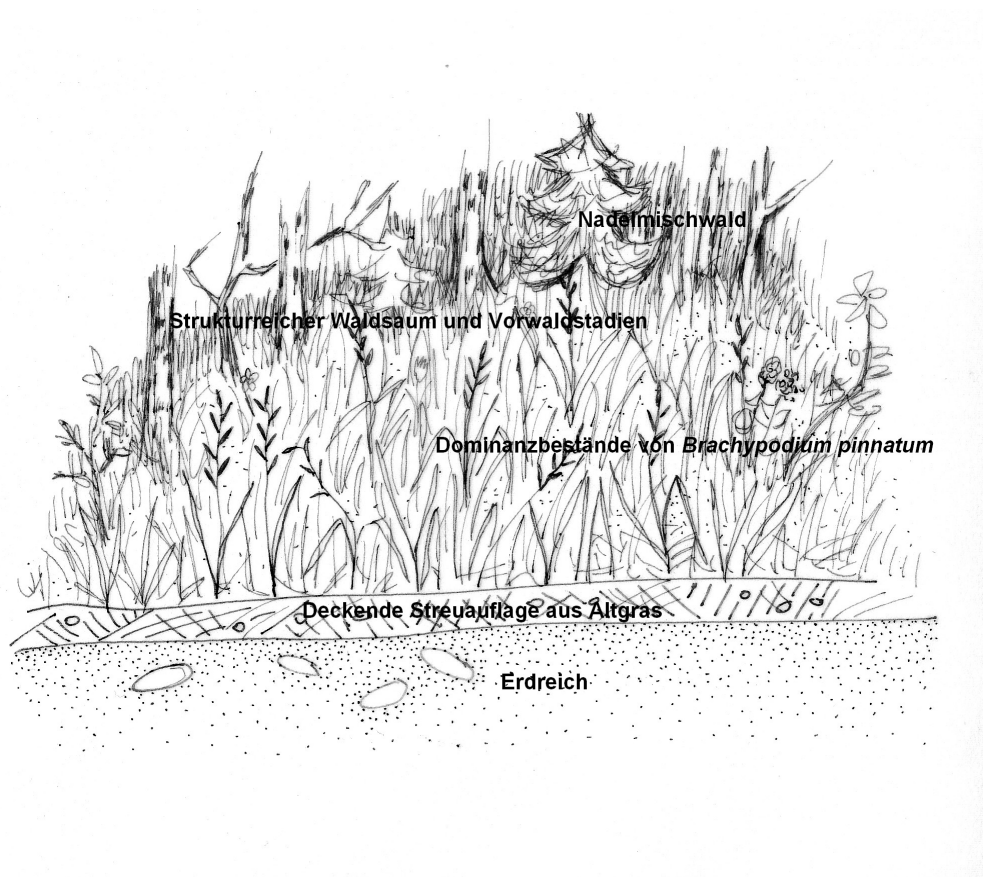


Abb. 4.49: Idealisiertes Schema eines belegten Eiablageplatzes auf der Schwäbischen Alb. Charakteristisch sind die streureichen und mageren Brachebestände, die von der dominanten Wirtspflanze *Brachypodium pinnatum* gebildet werden. In nächster Nähe befindet sich beschattender Hochwald, der für ein Wechselspiel aus Sonne und Schatten verantwortlich ist und zusammen mit Streu- und Moosschicht ein eher frisch-feuchtes Milieu bedingt.

In der Folge werden nun einige Eiablageplätze von *E. aethiops* aus Baden-Württemberg vorgestellt. Im Albvorland wurde bei Böblingen (MTB 7320) am 13.08.2011 ein streu- und gräserreicher Waldsaum mit den Wirtspflanzen *M. caerulea* und *C. epigejos* als Eiablageplatz genutzt (Abb. 4.50). Die Eiablage erfolgte an *M. caerulea*. Das rechte Foto zeigt eine weitere potentielle Eiablagestelle im letzten verbliebenen Habitat im Albvorland, die Struktur ähnelt sehr derjenigen des belegten Ablageplatzes. Die Eiablage an *M. caerulea* im Schönbuch ist außerdem auch von G. HERMANN (Hildrizhausen, schriftl. Mitteilung) belegt.



Abb. 4.50: Eiablagestelle von *E. aethiops* im Albvorland. Das linke Foto zeigt das belegte Eiablagehabitat von *E. aethiops* im Albvorland auf dem Böblinger Standortübungsplatz (MTB 7320), das rechte Foto einen weiteren Ausschnitt aus dem Habitat, das ebenfalls ein potentielles Larvalhabitat darstellen könnte.

In den Oberen Gäuen legte ein Weibchen von *E. aethiops* bei Unterschwandorf auf einer Wacholderheide am 04.08.2009 ein Ei in eine *B. pinnatum*-Fazies. Abb. 4.51 zeigt die Struktur dieser Fazies in Aufsicht. Charakteristisch ist die Dominanz von *B. pinnatum* und ein relativer Streureichtum.



Abb. 4.51: Aufsicht auf das Eiablagehabitat in den Oberen Gäuen bei Unterschwandorf (MTB 7418).

Auf der Schwäbischen Alb konnte am 25.07.2011 bei Mahlstetten an mageren Waldsäumen ebenfalls eine Eiablage beobachtet werden (Abb. 4.52). Das Habitat ist auch als Schema in Abb. 4.49 dargestellt. Es

zeichnet sich wiederum durch Streureichtum und Dominanz von *B. pinnatum* aus.



Abb. 4.52: Eiablagestelle von *E. aethiops* auf der Schwäbischen Alb bei Mahlstetten (MTB 7919).

Weitere potentielle Larvalhabitate

Am südlichen Oberrhein, wie in Abb. 4.53 bei Hartheim (MTB 8011), sind die Larvalhabitate von *E. aethiops* wahrscheinlich etwas mehr in die inneren Waldsäume und Lichtwaldbereiche verlagert und nicht am äußeren Wald- bzw. Wegesrand zu finden. Diese Bereiche sind wiederum etwas mesophiler, schattiger und streureicher als die häufig xerothermen äußeren Säume. Das Flugverhalten und der vermehrte Aufenthalt der Weibchen in diesen Strukturen lässt dort die potentiellen Larvalhabitate vermuten, eine Eiablagebeobachtung gelang leider nicht.



Abb. 4.53: Potentielles Larvalhabitat von *E. aethiops* am südlichen Oberrhein bei Hartheim (MTB 8011).

In Oberschwaben ist im Westallgäuer Hügelland (MTB 8225) an den beiden letzten bekannten Fundorten *B. sylvaticum* die dominante potentielle Wirtspflanze (Abb. 4.54). Die Falter hielten sich vermehrt in der Umgebung der Pflanzen auf. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch Streuarmut in Südexposition aus.



Abb. 4.54: Potentielle Larvalhabitate von *E. aethiops* im Westallgäuer Hügelland (MTB 8225). Auf der linken Seite ist das Mikrohabitat des besiedelten Kahlschlags (vgl. Abb. 4.44) dargestellt. Das rechte Foto zeigt die letzte offene Stelle im von Hochwald umgebenden Habitat am Argental-Südhang, *B. sylvaticum* ist hier dominant.

4.2.6 Analyse von Klimaparametern (Hypothesen 1, 4)

Wie auch schon bei *E. medusa* nachgewiesen, belegen auch die auf die untersuchten Habitate des Artenpaares *E. aethiops*/*E. ligea* extrapolierten Klimadaten eine signifikante Klimaerwärmung und Atlantisierung (Tab. 4.139). Wiederum weist der Parameter „Jahresamplitude“ im Gegensatz zu allen anderen Werten auf eine gestiegene Kontinentalität hin.

Tab. 4.139: Ausgewählte Klimaparameter in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Perioden sind für alle Parameter als höchst signifikant anzusehen.

Klimaparameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	1880-1930 (n =473)	1970-2000 (n =473)		
Klimaindex	4,94 \pm 1,0	5,67 \pm 0,9	66473,0	***
Jahresmitteltemp. [°C]	7,38 \pm 0,8	7,97 \pm 1,0	67101,0	***
Mitteltemperatur Juli [°C]	16,34 \pm 0,8	17,06 \pm 0,9	59456,0	***
Mitteltemperatur Januar [°C]	-1,00 \pm 0,9	-0,63 \pm 0,8	88609,0	***
Jahresamplitude [°C]	17,33 \pm 0,7	17,69 \pm 0,5	75571,0	***
Anzahl der Eistage	31,36 \pm 7,9	24,69 \pm 6,3	56293,0	***
Anzahl der Frosttage	117,67 \pm 15,3	104,40 \pm 14,0	55662,0	***
Anzahl der Tage mit Schneedecke	69,19 \pm 19,3	55,96 \pm 18,9	69763,5	***
Anzahl der Sommertage	23,91 \pm 8,5	30,72 \pm 8,2	65665,5	***
Tage bis zum Beginn der Schneeglöckchenblüte	68,84 \pm 8,7	61,04 \pm 7,5	55111,0	***
Tage bis zum Beginn der Apfelblüte	133,6 \pm 8,0	127,02 \pm 6,3	58228,0	***
Niederschlagsmenge Vegetationsperiode (Mai-Juli) [mm]	290,87 \pm 92,0	285,86 \pm 60,4	103338,5	*

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Die Klimaerwärmung kann außerdem wieder anhand des Klimaindexes für die meisten Bezugsräume nachgewiesen werden (Tab. 4.140). Allein für diejenigen Bezugsräume, die eine sehr geringe Stichprobenanzahl aufweisen, kann die Erwärmung nicht signifikant belegt werden.

Tab. 4.140: Normierter Klimaindex in den Zeiträumen 1880-1930 und 1970-2000. Die Klimaerwärmung ist für alle Bezugsräume (bis auf die Keuperwaldberge und die Kocher-Jagst-Region) höchst signifikant nachweisbar.

Region	Klimaindex (Durchschnitt \pm SD)		Mann Whitney U	P
	1880-1930 (n =473)	1970-2000 (n =473)		
Albvorland	5,88 \pm 0,5	6,53 \pm 0,4	901,0	***
Keuperwaldberge	5,35 \pm 0,6	5,88 \pm 0,4	3,0	n.s.
Kocher-Jagst-Region	5,91 \pm 0,2	6,12 \pm 0,2	2,0	n.s.
Obere Gäue	5,67 \pm 0,3	6,06 \pm 0,3	786,0	***
Ober rheinebene	7,20 \pm 0,5	7,85 \pm 0,3	0	***
Oberschwaben	4,39 \pm 0,7	5,12 \pm 0,9	1064,0	***
Schwäbische Alb	4,04 \pm 0,4	5,08 \pm 0,4	594,0	***
Schwarzwald	4,60 \pm 1,4	4,98 \pm 1,2	157,0	n.s.
Tauberland	6,19 \pm 0,2	6,66 \pm 0,1	0	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Für die folgenden Tabellen müssen die Arten *E. aethiops* und *E. ligea* wieder getrennt behandelt werden, da sie nicht immer dieselben Habitats besiedeln.

Die Präferenz für kühle, kontinental geprägte Regionen ist auch für *E. aethiops* eindeutig nachweisbar (Tab. 4.141). Fast alle Parameter weisen in besiedelten Habitats eine signifikant kältere Ausprägung auf.

Tab. 4.141: Klimaparameter in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitats. Alle Parameter weisen höchst signifikante Unterschiede auf.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 77)	Unbesiedelt (n = 396)		
Klimaindex	5,38 \pm 1,0	5,72 \pm 0,9	11453,0	***
Jahresmitteltemperatur [°C]	7,7 \pm 1	8,0 \pm 1	111000,5	***
Mitteltemperatur Juli [°C]	16,8 \pm 1	17,1 \pm 1	11582,5	***
Mitteltemperatur Januar [°C]	-0,9 \pm 1	-0,6 \pm 1	11147,0	***
Jahresamplitude [°C]	17,7 \pm 1	17,7 \pm 1	15041,0	n.s.
Anzahl Sommertage	28,5 \pm 9	31,1 \pm 8	11478,0	***
Anzahl Eistage	26,9 \pm 7	24,3 \pm 6	11671,5	***
Anzahl Frosttage	109,2 \pm 14	103,5 \pm 14	10670,0	***
Anzahl Tage mit Schneedecke	61,2 \pm 19	54,9 \pm 19	11641,5	***
Tage seit Jahresbeginn bis Schneeglöckchenblüte	62,9 \pm 7	60,7 \pm 8	11878,5	**

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 77)	Unbesiedelt (n = 396)		
Tage seit Jahresbeginn bis Apfelblüte	128,8 \pm 6	126,7 \pm 6	11424,5	***
Niederschlag Vegetationsperiode (Mai-Juli) [mm]	291,8 \pm 72	284,7 \pm 58	13709,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Die untersuchten Regionen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer klimatischen Ausprägung auch für die für *E. aethiops* überprüften Habitate (Tab. 4.142). Das Albvorland und das Tauberland sind signifikant wärmer als die Oberen Gäue. Diese sind wiederum signifikant wärmer als die Schwäbische Alb und Oberschwaben. Für besiedelte Habitate lassen sich trotz des Ausschlusses des Albvorlandes (aufgrund von $n = 1$) sogar vier signifikant unterscheidbare Gruppen finden. Auffällig ist vor allem, dass die besiedelten Habitate in Oberschwaben als noch kühler und kontinentaler gelten können als die der Schwäbischen Alb. Innerhalb der Bezugsräume bestehen nur für Oberschwaben signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches*.

Tab. 4.142: Klimaindex untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 73)	Unbesiedelt (n = 363)		
Albvorland	6,53 ^c \pm 0,4	6,51 \pm 0	6,53 \pm 0,4		
Obere Gäue	6,06 ^b \pm 0,3	5,92 ^c \pm 0,4	6,08 \pm 0,3	302,0	n.s.
Oberschwaben	5,12 ^a \pm 0,9	4,09 ^a \pm 1,4	5,20 \pm 0,8	148,0	*
Schwäbische Alb	5,08 ^a \pm 0,4	5,06 ^b \pm 0,4	5,08 \pm 0,4	2074,0	n.s.
Tauberland	6,66 ^c \pm 0,1	6,69 ^d \pm 0,1	6,65 \pm 0,1	38,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 3], [***]; besiedelt: oneway [df: 4], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.7 Komplexe Analysen

Auch für *E. aethiops* wurden, um die wechselseitigen Einflussgrößen der Variablen erfassen zu können, drei verschiedene komplexe Analysen durchgeführt.

4.2.7.1 Binäre logistische Regression

In dieser Analyse wurden die Parameter in Hinblick auf Vorkommen von *E. aethiops* getestet. Zweck der Analyse war es, zu überprüfen, welche Parameter für ein Vorkommen der Art entscheidend sind.

Test mit Habitatparametern

Bei ausschließlicher Verwendung von Habitatparametern ist die Analyse signifikant (Tab. 4.143). Die erklärte Gesamtvarianz liegt bei exakt 50 %. Knapp 90 % der Fälle konnten anhand der Habitatparameter korrekt zugeordnet werden. Alle in die Analyse eingeflossenen Faktoren wurden auch in den Einzeltests (Mann-Whitney U Tests) als wichtige Parameter zu Unterscheidung der von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitate erkannt. Neben dem Biotoptyp spielen vor allem Mikrohabitatparameter sowie das Vorkommen der wichtigsten Wirtspflanze (*B. pinnatum*) eine entscheidende Rolle.

Test mit Klimaparametern

Die Analyse der Klimaparameter zeigt im Fall von *E. aethiops* ein komplett anderes Ergebnis als bei *E. medusa* (Tab. 4.143). Zwar ist die Analyse an sich signifikant, jedoch erklären die Klimadaten nur acht Prozent der Gesamtvarianz. Wiederum wurden mit der Jahresmitteltemperatur und der Höhenlage nur zwei Parameter in die Analyse einbezogen. Auch der Prozentsatz korrekt identifizierter Fälle (83,5 %) liegt unter dem der Habitatparameter.

Test mit Habitat- und Klimaparametern

Bei der Kombination von Klima- und Habitatparametern erhöht sich die erklärte Gesamtvarianz sowie die Anzahl richtig zugeordneter Fälle nur minimal im Vergleich zur ausschließlichen Verwendung von Habitatparametern (Tab. 4.143). Daraus lässt sich schließen, dass Klimaparameter für die Verteilung der Vorkommen von *E. aethiops* nur eine geringe Rolle spielen. Unter den sieben in die Analyse eingeflossenen Parametern finden sich sechs Habitat- und nur ein Klimaparameter. Dieser (Anzahl der Eistage) wurde bei alleiniger Verwendung von Klimaparametern nicht mit in die Analyse einbezogen. Mit dem Deckungsgrad niedriger Strauchschichten (B2) findet sich ein Habitatparameter in der Analyse, der zum einen zuvor nicht detektiert wurde und zum anderen keine signifikanten Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* aufweist.

Tab. 4.143: Binäre logistische Regressionen getestet auf ein Vorkommen von *E. aethiops*. Alle drei Analysen ergeben signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen.

	Habitat	Klima	Habitat + Klima
Konstante	0,92	12,46	-1,39
$\chi^2/df/P$	164,79/17/***	21,72/2/***	169,01/18/***
Nagelkerkes R-Quadrat	0,50	0,08	0,51
Prozentsatz der Richtigen	89,2	83,5	90,7
Parameter in Analyse	1 Biotoptyp 2 <i>B. pinnatum</i> Deckung 3 Moosschicht Deckung 4 Streuschicht Deckung 5 Krautschicht Höhe 6 Nektarpflanzenverteilung 7 Strauchschicht 3 Deckung	1 Jahresmitteltemperatur 2 Höhenlage	1 Biotoptyp 2 <i>B. pinnatum</i> Deckung 3 Moosschicht Deckung 4 Streuschicht Deckung 5 Anzahl der Eistage 6 Nektarpflanzenverteilung 7 Baumschicht 2 Deckung

Legende: df = Anzahl der Freiheitsgrade, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Prozentsatz der Richtigen = durch die Analyse richtig zugeordnete Fälle (besiedelt/unbesiedelt). Parameter in Analyse = zur Zuordnung der Fälle verwendete Parameter (wichtigste Parameter).

4.2.7.2 Diskriminanzanalyse

In dieser Analyse wurde für *E. aethiops* getestet, welche Faktoren bestimmenden Einfluss auf ein Vorkommen der Art haben. In drei Schritten wurden zuerst ausschließlich Habitatparameter getestet, darauf ausschließlich Klimaparameter und zuletzt alle Parameter zusammen.

Test mit Habitatparametern

In einem ersten Schritt wurden ausschließlich Habitatparameter in die Analyse einbezogen, um ihren Einfluss auf ein Vorkommen von *E. aethiops* zu testen. Der Eigenwert (erklärter Anteil der Gesamtvarianz) der Analyse ist hierbei relativ gering, während der Anteil richtig zugeordneter Fälle immerhin bei 78,6 % liegt (Tab. 4.144). Sieben diskriminierende Habitatparameter wurden isoliert, dem Deckungsgrad der Moosschicht kommt der höchste diskriminierende Wert zu. Außerdem haben auch die Deckungsgrade der Streuschicht und von *B. pinnatum* einen wichtigen Einfluss auf das Vorkommen von *E. aethiops*.

Test mit Klimaparametern

Bei der Analyse der Klimaparameter fällt der Eigenwert der Analyse höher aus, die Anzahl richtig zugeordneter Fälle sinkt jedoch auf 60,9 % (Tab. 4.144). Zwei diskriminierende Parameter wurden identifiziert, wobei sowohl die Jahresmitteltemperatur als auch die Höhenlage hohe Werte der standardisierten Diskriminanzkoeffizienten aufweisen.

Test mit Habitat- und Klimaparametern

Bei der Kombination von Klima- und Habitatparametern bleibt der Eigenwert der Analyse sehr gering, die Anzahl korrekt identifizierter Fälle steigt jedoch auf über 80 % (Tab. 4.144). Auch für *E. aethiops* führt also eine Kombination von Klima- und Habitatparametern zum besten Ergebnis. In der Analyse befinden sich sieben Habitat- und zwei Klimaparameter. Den größten Einfluss auf das Vorkommen der Art haben demnach die Anzahl der Eistage (obwohl in der Klimaanalyse nicht detektiert) sowie die Deckungsgrade der Moosschicht, der Streuschicht und von *B. pinnatum*.

Tab. 4.144: Diskriminanzanalyse getestet auf ein Vorkommen von *E. aethiops*. Alle drei Analysen ergeben signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen.

	Habitat	Klima	Habitat + Klima
Eigenwert der Analyse	0,32	0,46	0,35
χ^2 , df, P	129,57/7/***	21,25/2/***	140,97/9/***
Anteil richtig vorhergesagter Fälle [%]	78,6	60,9	81,4
Parameter in der Analyse (Standardisierte kanonische Diskriminanzkoeffizienten)	1 <i>B. pinnatum</i> (0,42) 2 Moosschicht (0,54) 3 Strauchschicht 3 (-0,36) 4 Streuschicht (0,49) 5 Grus Deckung (0,27) 6 Krautschicht Höhe (-0,28) 7 <i>Molinia</i> spp. (-0,26)	1 Jahresmitteltemperatur (1,94) 2 Höhenlage (1,37)	1. <i>B. pinnatum</i> (0,46) 2 Moosschicht (0,50) 3 Strauchschicht 3 (-0,31) 4 Streuschicht (0,46) 5 Grus Deckung (0,24) 6 Anzahl der Eistage (0,51) 7 Krautschicht Höhe (-0,25) 8 Höhenlage (-0,37) 9 <i>Molinia</i> spp. (-0,22)

Legende: df = Anzahl der Freiheitsgrade, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Fälle [%] = durch die Analyse richtig zugeordnete Fälle (besiedelt/unbesiedelt). Parameter in Analyse = zur Zuordnung der Fälle verwendete Parameter (diskriminierende Parameter).

4.2.7.3 Hauptkomponentenanalyse

Zweck der Analyse war es, herauszufinden, welche Parameter sich aufgrund ihrer Ähnlichkeit zueinander zu sogenannten Hauptkomponenten zusammenfassen lassen und wie diese Hauptkomponenten auf die Wahrscheinlichkeit eines Vorkommens der Art wirken.

Da für *E. aethiops* und *E. ligea* dieselben Habitate untersucht wurden, ist die folgende Tabelle auch für beide Arten gültig.

Die Hauptkomponentenanalyse ergab 13 Komponenten mit Eigenwerten größer 1 (Tab. 4.145). Hauptkomponente 1 erklärt knapp ein Viertel der Gesamtvarianz und setzt sich wiederum ausschließlich aus Klimaparametern zusammen. Hauptkomponente 2 erklärt etwa 10 % der Gesamtvarianz und besteht primär aus Mikrohabitatparametern.

Tab. 4.145: Hauptkomponentenanalyse mit den für *E. aethiops* und *E. ligea* verwendeten Parametern. Insgesamt finden sich 13 Hauptkomponenten mit Eigenwerten über 1.

	Hauptkomponente 1	Hauptkomponente 2	Anzahl Eigenwerte > 1
Eigenwert	9,71	4,11	13
Erklärte Varianz [%]	23,69	10,04	
Parameter	Jahresmitteltemperatur (-0,96) Tage mit Schneedecke (0,96) Mitteltemperatur Januar (-0,95) Anzahl Sommertage (-0,95) Apfelblüte (0,93) Anzahl Frostage (0,93) Höhenlage (0,91) Anzahl Eistage (0,91) Schneeglöckchenblüte (0,91) Mitteltemperatur Juli (-0,89) Niederschlag Veg. (0,67)	Rohboden Deckung (0,89) Offenboden Deckung (0,88) Krautschicht Deckung (-0,79) Streuschicht Deckung (-0,74) Baumschicht 2 Deckung (0,49) Strauchschicht 1 (0,42)	

Die Vorkommen von *E. aethiops* verteilen sich über die komplette Achse der Hauptkomponente 1, sie sind also nach dieser keinem Bereich eindeutig zuzuordnen (Abb. 4.55). Besser gelingt dies für die Hauptkomponente 2, hier befinden sich die Vorkommen fast ausschließlich im unteren Bereich der Achse. Unbesiedelte *Patches* sind tendenziell normalverteilt.

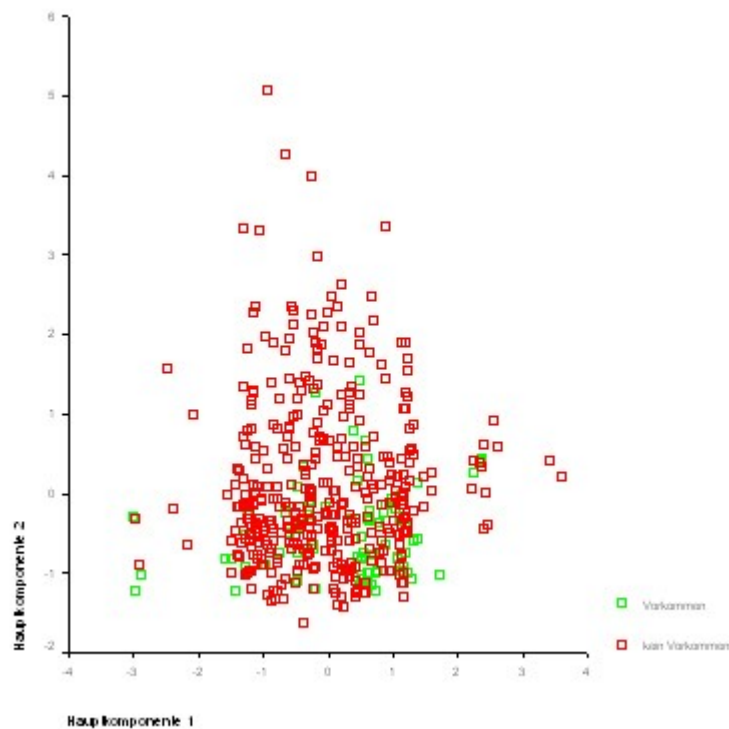


Abb. 4.55: Hauptkomponentendiagramm für *E. aethiops* mit eingetragenen Vorkommen. Besiedelte Patches aggregieren sich bevorzugt bei niedrigen Werten von Hauptkomponente 2. Einzelwerte der beiden Hauptkomponenten siehe Tab. 4.145.

4.2.7.4 Habitatqualität

Das genaue Vorgehen zur Berechnung der Punktwerte ist unter 3.3 und 3.7 ausführlich beschrieben. Ausgeschlossen aus der Analyse wurde der in der Diskriminanzanalyse als signifikant erkannte Parameter „Grus Deckung“, da dieser bei Verwendung einfacher Signifikanztests keine signifikanten Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten aufweist. Außerdem sind die Deckungsgrade derart gering, dass sie keinen entscheidenden Einfluss auf die Mikrohabitat-Ausprägung haben. Ein Ausschluss aus der Analyse erscheint deshalb plausibel.

Folgende sechs Parameter wurden in die Analyse mit einbezogen (Tab. 4.146):

Tab. 4.146: Ausgewählte Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von *E. aethiops* an ihren Lebensraum am besten beschreiben. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Parameter	Faktor	0	1	2	3	4	5
Deckungsgrad der Moosschicht [%]	1,54	-	< 20	20-40	41-60	61-80	> 80
Deckungsgrad der Streuschicht [%]	1,49	-	< 20	20-40	41-60	61-80	> 80
Deckungsgrad von <i>B. pinnatum</i> [%]	1,42	-	0	< 5	5-10	11-40	> 40
Deckungsgrad der Strauchschicht 3 [%]	1,36	> 60	41-60	31-40	21-30	11-20, < 5	5-10
Höhe der Krautschicht [cm]	1,28	-	> 120	91-120	71-90, < 30	51-70	30-50
Deckungsgrad von <i>Molinia</i> spp. [%]	1,26	-	-	-	< 10	10-30	> 30

Legende: Faktor aus Diskriminanzanalyse, Punktwerte (0-5) berechnet aus Verteilung der Vorkommen von *E. aethiops*. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass der Wert nicht existiert. Die Gründe für die fehlende Bewertung werden im Methodenteil erläutert.

Die Auswahl dieser sechs Parameter (und deren Faktorladungen) soll hier kurz begründet werden:

Der Deckungsgrad der Moosschicht wurde sowohl in den einfachen Signifikanztests als auch in den komplexen Analysen als sehr wichtiger Parameter im Mikrohabitat von *E. aethiops* erkannt. Hohe Deckungsgrade der Moosschicht sind häufig mit einem Vorkommen der Art korreliert. Deshalb ist die Verwendung dieses Parameters inklusive der höchsten Faktorladung sinnvoll.

Gleiches gilt für den Deckungsgrad der Streuschicht, die zusammen mit der Moosschicht für das von den Larvalstadien bevorzugte frisch-feuchte Mikroklima sorgt. Auch dieser Parameter wurde in allen Analysen als signifikant erkannt.

Ebenfalls unstrittig ist der Deckungsgrad der wichtigsten Wirtspflanze *B. pinnatum*. Weil es durchaus auch von *E. aethiops* besiedelte Habitate ohne Vorkommen dieser Pflanze gibt, wurde kein Ausschlusskriterium (0 Punkte) definiert. Die Abstufung der Deckungsgrade wurde uneinheitlich gewählt, da es weniger entscheidend ist, mit welcher Deckung (z.B. 30 oder 60 %) *B. pinnatum* auftritt, sondern vielmehr, dass sie überhaupt vorhanden ist.

Der Deckungsgrad niedriger Strauchschichten (Strauchschicht 3) wurde ebenfalls in allen Analysen als signifikant erkannt. Er dient als Indikator für das Stadium der Sukzession, das auf den Flächen herrscht. Hierbei erweist sich ein leichter Saum- bzw. Brachecharakter für *E. aethiops* als ideal, weshalb das Optimum in einem intermediären Bereich gewählt wurde. Als Ausschlusskriterium wurden Werte von > 60 % gewählt, da in diesem Fall die Sukzession zu weit fortgeschritten ist und die mageren Gräserbrachen von (Schlehen-)Sukzessionsgehölz abgelöst werden.

Auch die Höhe der Krautschicht wurde in allen Analysen als wichtiger Parameter erkannt. Niedrige, jedoch nicht zu geringe Höhen der Krautschicht zeigen weitgehend ungestörtes Gräserwachstum auf schwach produktiven Standorten an. Höherwüchsige Bereiche sind dagegen häufig auf produktivere Böden mit Dominanzbeständen von *C. epigejos* zurückzuführen. Kurzrasige Bereiche werden meist gemäht oder schafbeweidet und fallen deshalb aus dem Larvalhabitatschema von *E. aethiops* heraus.

Der umstrittenste Parameter ist der Deckungsgrad der Wirtspflanzen-Gattung *Molinia* spp. Zwar sind die Deckungsgrade in besiedelten Habitaten signifikant höher als in den unbesiedelten, jedoch existieren gerade im Hauptverbreitungsraum Schwäbische Alb zahlreiche Habitate ohne das Vorkommen dieser Wirtspflanze. Da also ein Vorkommen von *Molinia* spp. keinesfalls eine zwingende Voraussetzung für ein ideales Habitat von *E. aethiops* ist, wurde die Vergabe der Punkte auf den Bereich von 3 bis 5 Punkten beschränkt. Hierdurch wird ein stetiges Auftreten von *Molinia* spp. honoriert, jedoch ein Fehlen nicht als nachteilig bewertet.

Einige Parameter, die in den einfachen Analysen signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten aufweisen, jedoch in den komplexen Analysen keine nennenswerte Rolle spielen, konnten nicht weiter berücksichtigt werden. Hierzu sind die Inklinationsdauer, die Sonnenscheindauer, der Deckungsgrad der Krautschicht, Deckungsgrade von Offen- und Rohboden sowie von *C. epigejos* und *B. sylvaticum* zu rechnen. Deckungsgrade von Offen- und Rohboden sind wiederum reziprok durch Moos- und Streuschicht repräsentiert. Wo *C. epigejos* und *B. sylvaticum* auftreten, lösen sie häufig *Molinia* spp. und *B. pinnatum* ab, weshalb diese auch hinreichend repräsentiert sind. Die Erklärungskraft der anderen Parameter ist deutlich geringer als die der berücksichtigten. Deshalb wurden sie nicht in die komplexen Analysen einbezogen.

Ein ideales Habitat für *E. aethiops* hätte auf Grundlage genannter Parameter folgende Eigenschaften: Deckungsgrade von Moos- und Streuschicht > 80 %, Deckungsgrade von *B. pinnatum* > 40 % und von *Molinia* spp. > 30 %, Deckungsgrade niedriger Strauchschichten zwischen 5 und 10 % sowie eine Höhe der Krautschicht zwischen 30 und 50 cm.

Es soll nochmals kurz erwähnt werden, dass in diese Analyse im Falle von *E. aethiops* ausschließlich (mikro-)strukturelle Parameter einfließen, da wichtige geographische Parameter (Flächengröße, Konnektivität, Exposition) keine signifikanten Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten aufwiesen. Das muss allerdings nicht bedeuten, dass sie unwichtig sind bzw. keine Rolle spielen (s. Kapitel 5).

Die Habitatqualität ist in besiedelten Habitaten höchst signifikant ($p < 0,001$) besser als in unbesiedelten (Tab. 4.147). Unter den 50 besten Habitaten finden sich 19 unbesiedelte, unter den 50 schlechtesten allerdings kein einziges besiedeltes. Dies kann als Hinweis darauf dienen, dass andere in dieser Analyse der Habitatparameter nicht berücksichtigte Einflussgrößen (Klimaparameter, s. u.) ebenfalls einen wichtigen Einfluss auf ein Vorkommen der Art haben. Offensichtlich ist jedoch, dass schlechte Lebensbedingungen für *E. aethiops* durch die Habitatparameter hinreichend dargestellt werden können. So disqualifizieren sich alle Habitate mit einem Punktwert < 21.

Tab. 4.147: Qualität von *E. aethiops* besiedelter und unbesiedelter Habitate. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

	Habitatqualität \pm SD	min. Habitatqualität	max. Habitatqualität
Besiedelt	30,86 \pm 4,4	21,55	39,23
Unbesiedelt	24,83 \pm 4,6	10,79	37,87

Betrachtet man die 50 besten von *E. aethiops* besiedelten Habitate etwas genauer, fällt auf, dass die meisten (60 %) auf der Schwäbischen Alb zu finden sind (Tab. 4.148). Dies beleuchtet nochmals die außerordentliche Bedeutung dieses Bezugsraumes für die Art. Weitere aus struktureller Sicht sehr gut geeignete Habitate finden sich außerdem in den Oberen Gäuen, im Tauberland, im Albvorland, in der Oberrheinebene und in Oberschwaben. Die besten sechs unbesiedelten *Patches* befinden sich ebenfalls auf der Schwäbischen Alb. Bei diesen ist davon auszugehen, dass sie zumindest sporadisch oder vorübergehend von *E. aethiops* genutzt werden, gerade weil einige von ihnen nur zu einem phänologisch ungünstigen Zeitpunkt (zu Beginn der Flugzeit) begangen werden konnten. An Position 25 findet sich mit dem NSG Braunstall ein Habitat aus dem Tauberland, das ehemals besiedelt war. Erst an 34. Stelle findet sich die erste Fläche, von der niemals ein Nachweis von *E. aethiops* bekannt wurde. Somit bietet die Tabelle trotz der zahlreichen unbesiedelten Habitate einen guten Überblick über Lebensräume, die die Ansprüche der Art aus struktureller Sicht weitgehend erfüllen.

Tab. 4.148: Die 50 besten für *E. aethiops* geeigneten in dieser Studie analysierten Habitate aus rein strukturellen, das Habitat betreffenden Gesichtspunkten. Die Punktesumme gibt den summierten Wert aus den in Tab. 4.146 aufgezählten Parametern an. Der höchste potentielle Wert ist 41,8.

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
1	Schwäbische Alb	Veringenstadt, süd-westl.	NEU19	1	39,23	93,85
2	Schwäbische Alb	Jungnau, westl.	1281	1	39,23	93,85
3	Schwäbische Alb	Jungnau, südl.	1177	1	37,87	90,60
4	Schwäbische Alb	Jungnau, westl.	NEU21	1	37,87	90,60
5	Schwäbische Alb	Wilsingen, südl.	Mittelbühl	0	37,87	90,60
6	Schwäbische Alb	Schlatt, nord-östl.	1245	0	37,87	90,60
7	Obere Gäue	Iselshausen, östl.	NEU31	1	36,45	87,20
8	Tauber- und Bauland	Sachsenflur, südlich	Rebhälden	1	36,45	87,20
9	Schwäbische Alb	Salmendingen, westl.	NSG Kornbühl	0 (1)	36,45	87,20
10	Schwäbische Alb	Gammertingen, süd-östl.	M331	1	36,38	87,03
11	Schwäbische Alb	Kettenacker, südl.	1196	0	36,38	87,03
12	Schwäbische Alb	Schlatt, nord-östl.	860	0	36,33	86,91
13	Schwäbische Alb	Nendingen, nördlich	NSG Kraftstein	1	36,32	86,89
14	Ober rheinebene	Hartheim, nördlich	Pfannenschmidtsköpfe	1	36,27	86,77
15	Tauber- und Bauland	Königheim, nord-westlich	Wald- und Wegaäume am Haigergrund	1	36,27	86,77
16	Schwäbische Alb	Hochberg, südl.	M349	1	35,31	84,47
17	Schwäbische Alb	Ringingen, süd-westl.	1247	1	35,25	84,33
18	Tauber- und Bauland	Tauberbischofsheim, südl.	NSG Stammberg	1	35,17	84,14
19	Schwäbische Alb	Albstadt-Laufen, südlich	Straßenböschung	1	34,96	83,64
20	Schwäbische Alb	Tieringen, südlich	Kriegäcker	1	34,91	83,52
21	Oberschwaben	Brunnen, nördlich	Buxheimer Wald	1	34,85	83,37
22	Schwäbische Alb	Wilmadingen, nord-östl.	1243	0	34,79	83,23
23	Schwäbische Alb	Neresheim, südlich	NSG Am Zwing	1	34,78	83,21
24	Obere Gäue	Marbach, östlich	Blattsteig	1	34,78	83,21
25	Tauber- und Bauland	Bad Mergentheim	Braunstall	0 (1)	34,78	83,21
26	Tauber- und Bauland	Schweigern, nördlich	Hohberg	1	34,68	82,97
27	Schwäbische Alb	Veringendorf, westl.	1282	1	34,61	82,80
28	Schwäbische Alb	Egelfingen, östl.	M356	1	33,82	80,91
29	Schwäbische Alb	Veringenstadt, westl.	M338	1	33,77	80,79
30	Schwäbische Alb	Oberstetten, süd-westl.	NSG Halmberg/NSG Sternberg	1	33,68	80,57
31	Schwäbische Alb	Egelfingen, südl.	NEU22	1	33,66	80,53
32	Schwäbische Alb	Genkingen, westl.	M240	0	33,49	80,12
33	Schwäbische Alb	Jungnau, südl.	NEU20	1	33,47	80,07
34	Obere Gäue	Öschelbronn, süd-westl.	1291	0	33,45	80,02
35	Oberschwaben	Vogt, südl.	NSG Neuhauser Moos – Mollenweiher	0	33,43	79,98
36	Tauber- und Bauland	Külsheim, südlich	Taubenloch	1	33,42	79,95
37	Schwäbische Alb	Zang, süd-westlich	Gnannental	1	33,42	79,95
38	Schwäbische Alb	Starzeln, westl.	NSG Scharlenbachthal-Hofwald	1	33,42	79,95
39	Obere Gäue	Althengstett, südl.	528	0	33,37	79,83
40	Schwäbische Alb	Groß-Engstingen, westl.	1171/NSG Gereuthau	0	33,29	79,64
41	Schwäbische Alb	Wilsingen, südl.	1198	0	33,25	79,55
42	Albvorland	Entringen, nördl.	217	0	33,25	79,55

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
43	Schwäbische Alb	Göllesberg, östl.	770	0	33,19	79,40
44	Oberschwaben	Ummendorf, süd-westl.	angr. 55	0	33,09	79,16
45	Schwäbische Alb	Ohnastetten, westl.	769	0	33,07	79,11
46	Albvorland	Plattenhardt, westl.	7321	0	33,03	79,02
47	Albvorland	Hirschau, nördl.	NEU12	0 (1)	32,91	78,73
48	Obere Gäue	Horb, Ort	1339	1	32,4	77,51
49	Obere Gäue	Gündringen, nördl.	1302	1	32,33	77,34
50	Schwäbische Alb	Gauselfingen, südl.	M320/NSG	1	32,28	77,22

Legende: Vorkommen: 1 = Art aktuell vorhanden, 0 = Art aktuell nicht vorhanden, (1) = Art ehemals vorhanden.
abs. = absolut, rel. = relativ.

In den verschiedenen Bezugsräumen finden sich sehr unterschiedliche Habitatqualitäten (Tab. 4.149). In den nur sporadisch besiedelten Regionen des Albvorlandes und Oberschwabens sowie bereichsweise auch der Oberen Gäue ist die Habitatqualität signifikant reduziert im Vergleich zur Schwäbischen Alb und zum Tauberland. Die Habitatqualität im Tauberland ist gegenüber der Schwäbischen Alb nochmals signifikant erhöht, wobei hierbei berücksichtigt werden muss, dass im Tauberland ausschließlich ehemals belegte Fundorte begangen wurden, die generell eine höhere Qualität besitzen dürften als die zufällig ausgewählten Stichproben auf der Schwäbischen Alb.

Beim Blick auf die besiedelten Habitate fallen die Unterschiede weniger deutlich aus. Hier besitzen nur die besiedelten *Patches* in Oberschwaben eine im Vergleich zum Tauberland abgeminderte Qualität. Die generell hohen Werte für besiedelte Flächen unterstreichen nochmals die hohen Ansprüche, die *E. aethiops* an ihren Lebensraum stellt.

In allen Bezugsräumen sind besiedelte Habitate von signifikant besserer Ausprägung als unbesiedelte. Gerade auf der Schwäbischen Alb und im Tauberland werden diese Unterschiede besonders deutlich. Begründbar ist dies im Fall der Schwäbischen Alb durch die hohe Stichprobenzahl, die auch in den Bezugsräumen Obere Gäue und Oberschwaben zu derartigen Ergebnissen geführt hätte, wenn eine größere Anzahl an Habitaten untersucht worden wäre. Im Tauberland dagegen werden höchst signifikante Unterschiede sogar bei geringer Stichprobenmenge erreicht. Dies kann als Indiz dafür gedeutet werden, dass in diesem Bezugsraum ausschließlich eine Besiedelung sehr gut bis optimal geeigneter Habitate möglich ist und qualitativ schlechtere (jedoch ehemals besiedelte) aufgegeben werden mussten.

Tab. 4.149: Qualität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	24,49 ^a \pm 4,5	30,23 \pm 0	24,43 \pm 4,5	-	-
Obere Gäue	25,68 ^{a,b} \pm 5,2	29,76 ^{a,b} \pm 4,0	24,92 \pm 5,0	179,0	**
Oberschwaben	23,86 ^a \pm 4,2	27,37 ^a \pm 3,9	23,58 \pm 4,1	155,5	*
Schwäbische Alb	27,90 ^{b,c} \pm 5,1	31,13 ^{a,b} \pm 4,5	26,41 \pm 4,7	1118,5	***
Tauberland	29,07 ^c \pm 4,7	34,65 ^b \pm 1,7	26,83 \pm 3,5	3,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 3], [*]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.2.7.5 Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern

Analog zum Vorgehen bei *E. medusa* wurden auch für *E. aethiops* entsprechend obigem Schema Klimaparameter (diskriminierende Faktoren aus der Diskriminanzanalyse) in die Bewertung der Habitate eingearbeitet. Hierdurch entsteht ein sowohl Klima- als auch Habitatparameter berücksichtigendes Bewertungsschema für alle Habitate.

Folgende Parameter (mit Faktorladungen) wurden hierfür berücksichtigt (Tab. 4.150):

Tab. 4.150: Ausgewählte Klima- und Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von *E. aethiops* an ihren Lebensraum am besten beschreiben. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Parameter	Faktor	0	1	2	3	4	5
Eistage [d]	1,51	-	< 18	18-22	23-26	27-30	> 30
Deckungsgrad der Moosschicht [%]	1,50	-	< 20	20-40	41-60	61-80	> 80
Deckungsgrad der Streuschicht [%]	1,46	-	< 20	20-40	41-60	61-80	> 80
Deckungsgrad von <i>B. pinnatum</i> [%]	1,46	-	0	< 5	5-10	01.11.40	> 40
Höhenlage [m NN]	1,37	-	< 300	300-500	501-600	601-700	> 700
Deckungsgrad der Strauchschicht 3 [%]	1,31	> 60	41-60	31-40	21-30	11-20, < 5	5-10
Höhe der Krautschicht [cm]	1,25	-	> 120	91-120	71-90, < 30	51-70	30-50
Deckungsgrad von <i>Molinia</i> spp. [%]	1,22	-	-	-	< 10	10-30	> 30

Legende: Faktor aus Diskriminanzanalyse, Punktwerte (0-5) berechnet aus Verteilung der Vorkommen von *E. aethiops*. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass der Wert nicht existiert. Die Gründe für die fehlende Bewertung werden im Methodenteil erläutert.

Im Gegensatz zu *E. medusa* wurden im Fall von *E. aethiops* alle Habitatparameter auch in der kombinierten Analyse wieder verwendet. Der Parameter „Grus Deckung“, der wieder als diskriminierender Faktor auftauchte, wurde zum wiederholten Male aus der Analyse gelöscht, da er keine Aussagekraft besitzt. Die Habitatparameter werden durch zwei Klimaparameter, - „Anzahl der Eistage“ und „Höhenlage“ - ergänzt. Hierdurch verschieben sich die Faktorladungen minimal, wobei den Eistagen die höchste diskriminierende Kraft zugeschrieben wird. Die Aufnahme zweier Klimaparameter

ist hier sinnvoll, da *E. aethiops* ebenfalls die kühlen und kontinental geprägten Regionen bevorzugt, auch wenn diese Präferenz nicht so stark ausgeprägt ist wie bei den anderen beiden Arten und aktuelle Vorkommen am südlichen Oberrhein und im Tauberland die Einflussgröße dieser Faktoren deutlich abmildern.

Die Lebensraumqualität ist in besiedelten Habitaten signifikant ($p > 0,001$) höher als in unbesiedelten (Tab. 4.151). Auffällig ist die stark erhöhte minimale Lebensraumqualität in besiedelten *Patches*, die darauf hinweist, dass es hier einen Grenzwert geben muss, der eine Besiedlung durch *E. aethiops* unmöglich macht. Im Gegensatz dazu ist die maximale Lebensraumqualität in einem unbesiedelten Habitat sogar am höchsten, wobei es sich hierbei um einen mit Sicherheit zumindest sporadisch besiedelten Lebensraum auf der Schwäbischen Alb handelt.

Tab. 4.151: Klima- und Habitatqualität in von *E. aethiops* besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

	Lebensraumqualität \pm SD	min. Lebensraumqualität	max. Lebensraumqualität
Besiedelt	41,03 \pm 5,2	29,68	51,45
Unbesiedelt	34,16 \pm 5,6	18,90	51,65

Durch Hinzunahme der Klimaparameter erhöht sich die Anzahl nicht besiedelter Habitate unter den 50 besten auf 22 (Tab. 4.152). Im Gegensatz zu *E. medusa* wird also in diesem Fall keine Verbesserung der Trennung zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten erreicht. Fast alle sehr gut geeigneten Lebensräume liegen auf der Schwäbischen Alb (94 %). Hinzu kommen zwei Habitate aus Oberschwaben und eines aus dem Südteil der Oberen Gäue. Die Integration der beiden Klimaparameter führt also zu einer Konzentration auf kühle und kontinental geprägte Regionen, die den aktuellen Verhältnissen der Verbreitung von *E. aethiops* entspricht. Die hohe Anzahl nicht besiedelter Habitate auf der Schwäbischen Alb ist auch darauf zurück zu führen, dass diese teilweise zu einem phänologisch nicht optimalen Zeitpunkt begangen werden konnten (s. o.).

Tab. 4.152: Die 50 besten für *E. aethiops* geeigneten in dieser Studie analysierten Habitate bei einer Kombination von Klima- und Habitatparametern. Die Punktesumme gibt den summierten Wert aus den in Tab. 4.150 aufgezählten Parametern an. Der höchste potentielle Wert ist 55,4.

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd. Nr.	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
1	Schwäbische Alb	Wilsingen, südl.	Mittelbühl	0	51,65	93,23
2	Schwäbische Alb	Kettenacker, südl.	1196	0	51,50	92,96
3	Schwäbische Alb	Jungnau, westl.	1281	1	51,45	92,87
4	Schwäbische Alb	Jungnau, südl.	1177	1	50,08	90,40
5	Schwäbische Alb	Veringenstadt, süd-westl.	NEU19	1	50,08	90,40
6	Schwäbische Alb	Ringingen, süd-westl.	1247	1	49,00	88,45
7	Schwäbische Alb	Jungnau, westl.	NEU21	1	48,77	88,03
8	Schwäbische Alb	Tieringen, südlich	Kriegäcker	1	48,69	87,89
9	Schwäbische Alb	Salmendingen, westl.	NSG Kornbühl	0 (1)	48,68	87,87
10	Schwäbische Alb	Gammertingen, süd-östl.	M331	1	48,68	87,87
11	Schwäbische Alb	Nendingen, nördlich	NSG Kraftstein	1	48,53	87,60
12	Schwäbische Alb	Hochberg, südl.	M349	1	47,64	85,99

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd. Nr.	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
13	Schwäbische Alb	Oberstetten, süd-westl.	NSG Halmberg/NSG Sternberg	1	47,48	85,70
14	Schwäbische Alb	Albstadt-Laufen, südlich	Straßenböschung	1	47,22	85,23
15	Schwäbische Alb	Wilsingen, südl.	1198	0	47,15	85,11
16	Schwäbische Alb	Wilmadingen, nord-östl.	1243	0	47,14	85,09
17	Schwäbische Alb	Schlatt, nord-östl.	1245	0	47,12	85,05
18	Schwäbische Alb	Groß-Engstingen, westl.	1171/NSG Gereuthau	0	47,08	84,98
19	Obere Gäue	Marbach, östlich	Blattsteig	1	47,03	84,89
20	Schwäbische Alb	Göllesberg, östl.	770	0	47,00	84,84
21	Schwäbische Alb	Ohnastetten, westl.	769	0	46,96	84,77
22	Schwäbische Alb	Veringendorf, westl.	1282	1	46,95	84,75
23	Schwäbische Alb	Egelfingen, östl.	M356	1	46,32	83,61
24	Schwäbische Alb	Egelfingen, südl.	NEU22	1	46,00	83,03
25	Schwäbische Alb	Harthausen, westl.	1182	1	45,94	82,92
26	Schwäbische Alb	Neresheim, südlich	NSG Am Zwing	1	45,80	82,67
27	Schwäbische Alb	Gammertingen, süd-östl.	1177	0	45,69	82,47
28	Schwäbische Alb	Genkingen, westl.	M240	0	45,52	82,17
29	Schwäbische Alb	Starzeln, westl.	NSG Scharlenbachthal-Hofwald	1	45,52	82,17
30	Schwäbische Alb	Veringenstadt, westl.	M338	1	44,77	80,81
31	Schwäbische Alb	Gauselfingen, südl.	M320/NSG	1	44,68	80,65
32	Schwäbische Alb	Klein-Engstingen, südl.	813	0	44,56	80,43
33	Schwäbische Alb	Zang, süd-westlich	Gnannental	1	44,49	80,31
34	Schwäbische Alb	Steinhilben, nördl.	826	0	44,46	80,25
35	Schwäbische Alb	Ohnastetten, südl.	766	0	44,42	80,18
36	Schwäbische Alb	Zang, westlich	Gemeintal	1	44,40	80,14
37	Schwäbische Alb	Jungnau, südl.	NEU20	1	44,39	80,13
38	Oberschwaben	Brunnen, nördlich	Buxheimer Wald	1	44,29	79,95
39	Schwäbische Alb	Trochtelfingen, nördl.	Hasental	1	44,27	79,91
40	Schwäbische Alb	Neresheim, östlich	Magere Waldsäume	1	44,26	79,89
41	Schwäbische Alb	Schlatt, nord-östl.	860	0	44,25	79,87
42	Schwäbische Alb	Zang, westlich	Wental und Felsenmeer	1	44,21	79,80
43	Schwäbische Alb	Hermentingen, westlich	1186	0	44,18	79,75
44	Schwäbische Alb	Meidelstetten, westl.	818/NSG	0	44,16	79,71
45	Oberschwaben	Vogt, südl.	NSG Neuhauser Moos – Mollenweiher	0	44,12	79,64
46	Schwäbische Alb	Pistre, nord-östl.	NEU4	0	43,21	78,00
47	Schwäbische Alb	Groß-Engstingen, westl.	828 (Klammberg)	0	43,15	77,89
48	Schwäbische Alb	Hettingen, westl.	1188	0	43,02	77,65
49	Schwäbische Alb	Wilmadingen, westl.	NSG Ruchberg	0 (1)	43,01	77,64
50	Schwäbische Alb	Stetten, westl.	1257	1	42,98	77,58

Legende: Vorkommen: 1 = Art aktuell vorhanden, 0 = Art aktuell nicht vorhanden, (1) = Art ehemals vorhanden.
abs. = absolut, rel. = relativ.

Wie schon bei *E. medusa* beschrieben, kann im Hinblick auf die jeweiligen Bezugsräume davon ausgegangen werden, dass die Werte die aktuelle Besiedlungs- und Verbreitungssituation in der jeweiligen Region exakt darstellen. Dieses Muster ist auch für *E. aethiops* eindeutig zu erkennen (Tab. 4.153). Im Bezugsraum Albvorland, wo aktuell nur noch ein einziges besiedeltes Habitat bekannt ist, ist die Lebensraumqualität signifikant schlechter als in allen übrigen Regionen. In den nur noch spärlich besiedelten Bezugsräumen Obere Gäue, Oberschwaben und Tauberland ist die Lebensraumqualität zwar

signifikant besser als im Albvorland, jedoch gleichzeitig auch signifikant schlechter als auf der Schwäbischen Alb, wo aktuell die besten Bedingungen herrschen.

Bezogen auf besiedelte Habitate nivellieren sich diese Unterschiede weitgehend. Allein die besetzten *Patches* in den Oberen Gäuen sind von signifikant schlechterer Lebensraumqualität als diejenigen der Schwäbischen Alb.

Zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten in den Bezugsräumen sind jeweils signifikante Unterschiede vorhanden. Die Hinzunahme der Klimaparameter erlaubt also bei der Betrachtung der einzelnen Bezugsräume einen detaillierten Einblick, der die aktuellen Verhältnisse der Verbreitung von *E. aethiops* sehr gut darstellt.

Tab. 4.153: Klima- und Habitatqualität untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 445)	Besiedelt (n = 76)	Unbesiedelt (n = 369)		
Albvorland	30,48 ^a \pm 4,5	35,32 \pm 0	30,42 \pm 4,5	-	-
Obere Gäue	33,33 ^b \pm 5,0	36,46 ^a \pm 4,6	32,74 \pm 4,9	238,0	*
Oberschwaben	35,04 ^b \pm 4,1	39,54 ^{a, b} \pm 2,2	34,68 \pm 4,1	79,0	***
Schwäbische Alb	40,32 ^c \pm 5,4	43,27 ^b \pm 4,8	38,96 \pm 5,2	1237,5	***
Tauberland	34,17 ^b \pm 6,1	39,07 ^{a, b} \pm 1,7	32,21 \pm 3,5	3,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 3], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass für diesen Bezugsraum keine Berechnung stattfand, da nur noch ein besiedeltes Habitat existiert. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

Die folgende Tabelle vergleicht Habitatqualität und Gesamt-Lebensraumqualität in den untersuchten Bezugsräumen (Tab. 4.154). In Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb ist der Quotient von Habitat- und Gesamt-Lebensraumqualität niedrig. Hier herrschen also primär klimatisch geeignete Bedingungen vor. In den Oberen Gäuen, im Albvorland und vor allem im Tauberland ist dagegen von guter Habitat- und eher schlechter Klimateignung auszugehen. Die Werte sind alle < 1 , da der mögliche Höchstwert für die Gesamt-Lebensraumqualität deutlich höher liegt als für die Habitatqualität, da mehr Parameter eingeinflussen sind.

Tab. 4.154: Vergleich von Habitat- und Gesamt-Lebensraumqualität, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Habitatqualität	Gesamt-Lebensraumqualität	Habitatqualität/Lebensraumqualität
	Gesamt (n = 445)	Gesamt (n = 445)	
Albvorland	24,49 \pm 4,5	30,48 \pm 4,5	0,80
Obere Gäue	25,68 \pm 5,2	33,33 \pm 5,0	0,77
Oberschwaben	23,86 \pm 4,2	35,04 \pm 4,1	0,68
Schwäbische Alb	27,90 \pm 5,1	40,32 \pm 5,4	0,69
Tauberland	29,07 \pm 4,7	34,17 \pm 6,1	0,85

4.3 *Erebia ligea*

4.3.1 Arealodynamik (Hypothese 1)

4.3.1.1 Literaturauswertung der Gesamtverbreitung

E. ligea ist sibirisch-europäisch verbreitet (Abb. 4.56). Ihre Vorkommen erstrecken sich von Nordeuropa mit einer Areallücke von Frankreich über Mittel- und Osteuropa, den Ural, Sibirien, bis zum Amur und nach Japan (TOLMAN & LEWINGTON 1998, HUEMER 2004). Im Süden verläuft die Verbreitungsgrenze durch die Iberische Halbinsel und durch Mittelitalien, im Norden liegt das nördlichste Vorkommen (außerhalb Skandinaviens und Asiens) im Thüringer Wald (EBERT & RENNWALD 1991b).

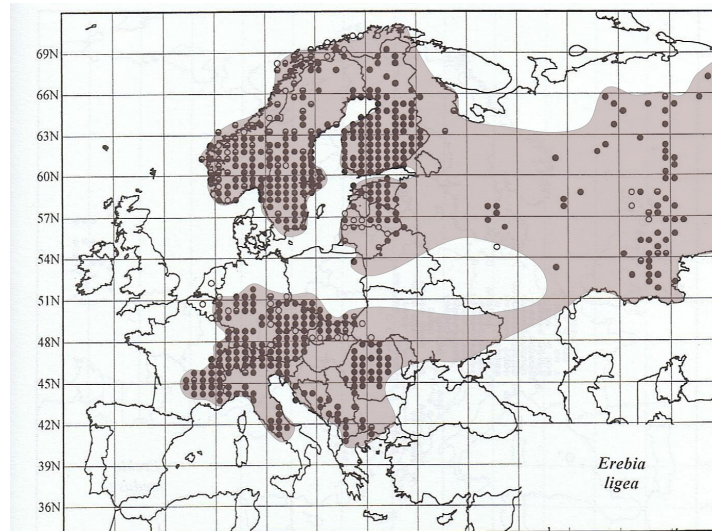


Abb. 4.56: Europäische Verbreitung von *E. ligea*. Karte verändert nach TOLMANN & LEWINGTON (1998) und KUDRNA (2002).

4.3.1.2 Literaturauswertung der Verbreitung in Zentraleuropa

Frankreich: Vom Massif Central über die Alpes Maritimes bis zu den Vogesen verbreitet. In Zentral-, West- und Nordfrankreich fehlend (TOLMAN & LEWINGTON 1998, LAFRANCHIS 2000).

Belgien: Sehr lokal und gefährdet, ausschließlich im äußersten Osten der Ardennen verbreitet (GOFFART et al. 1999, LAFRANCHIS 2000).

Österreich: In Südtirol nur sporadisch und weitgehend montan verbreitet (HUEMER 2004). In Vorarlberg dagegen nur in den untersten Tallagen der submontanen und montanen Stufe (450 – 1200 m) (AISTLEITNER 1999).

Schweiz: Aktuell im tieferen Mittelland fast vollständig fehlend, obwohl *E. ligea* hier bis etwa 1950 noch verbreitet anzutreffen war (SBN 1987, SONDEREGGER 2005). Im Jura noch häufig, jedoch im Raum Basel in den letzten 20 Jahren deutlich seltener geworden. In den Alpen fast überall vertreten (SONDEREGGER 2005).

Italien: In den Alpen und den höheren Lagen des Apennin verbreitet (SONDEREGGER 2005).

(Süd-)Osteuropa: In Tschechien und in der Slowakei eine lokal verbreitete Begleitart von Lichtungen in Laub- und Nadelwaldbeständen höherer Lagen (BELIN 1999). Auf dem Balkan weit verbreitet, in Nord-Griechenland in den Gebirgen (Rhodopen, Varnous-Mountains, Vernon-Mountains) anzutreffen (TOLMAN & LEWINGTON 1998).

4.3.1.3 Literaturoswertung der Verbreitung in Deutschland

Im Gegensatz zu den beiden anderen behandelten *Erebia*-Arten ist *E. ligea* niemals in Nordost-Deutschland nachgewiesen worden und fehlt deshalb in Schleswig-Holstein, Mecklenburg-Vorpommern und Brandenburg (Tab. 4.155).

Tab. 4.155: Rote Liste der drei *Erebia*-Arten in den deutschen Bundesländern nach SETTELE et al. (2005).

	SH	HH	MV	NI	ST	BE	BB	SN	TH	HE	NW	RP	SL	BW	BY
<i>Erebia medusa</i>	-	-	1/+	2/+	3/+	-/x	0/x	2/+	-/+	2/+	2/+	V/+	3/+	V/+	V/+
<i>Erebia aethiops</i>	-	-	0/o	2/+	2/+	-/x	0/+	R/+	3/+	2/+	1/+	1/+	0/x	V/+	V/+
<i>Erebia ligea</i>	-	-	-	V/+	3/+	-	-	3/+	-/+	3/+	2/+	2/+	-	V/+	V/+

Legende: Bundesländer: SH = Schleswig-Holstein, HH = Hansestadt Hamburg, MV = Mecklenburg-Vorpommern, NI = Niedersachsen, ST = Sachsen-Anhalt, BE = Berlin, BB = Brandenburg, SN = Sachsen, TH = Thüringen, HE = Hessen, NW = Nordrhein-Westfalen, RP = Rheinland-Pfalz, SL = Saarland, BW = Baden-Württemberg, BY = Bayern; Gefährdungskategorien: Vor Schrägstrich: Rote-Liste-Einstufung. Nach Schrägstrich: Vorkommen im Bundesland. - = kein Vorkommen, + = Vorkommen nach 1980, x = Vorkommen 1945-1980, o = Vorkommen vor 1945.

Niedersachsen: Vorwarnliste. Größere Vorkommen im Harz, einzelne Bestände bei Göttingen und Friedland. Im Solling und seiner Umgebung wohl inzwischen ausgestorben. Vor 1945 noch im Bereich des Hildesheimer Waldes (CDL NIEDERSACHSEN 2009).

Sachsen-Anhalt: Gefährdet.

Sachsen: Gefährdet. Die ehemaligen Flugplätze in größeren Waldungen der Vorgebirgslandschaft sind aktuell nicht mehr belegt (RHEINHARDT et al. 2007). *E. ligea* kommt fast nur noch im Bergland in Kammlagen über 600 m NN vor (KLAUSNITZER & REINHARDT 2006). Aus dem Hügelland existieren wenige aktuelle Nachweise, aus den meisten Regionen (z.B. Vogtland, Oberlausitzer Bergland) ist die Art dagegen gänzlich verschwunden (RHEINHARDT et al. 2007).

Thüringen: Ungefährdet. Im Thüringer Wald, im Thüringer Schiefergebirge und im Harz auf 800-1000 m NN verbreitet. In Mischwäldern der Hügellstufe deutlich seltener (THUST et al. 2006).

Hessen: Gefährdet. Die wenigen Vorkommen im südlichen Landesteil sind weitgehend erloschen. In den Mittelgebirgsregionen, besonders in Nordhessen, ist *E. ligea* lokal häufig in der collinen bis montanen Stufe auf Wiesen und Lichtungen der großen Waldgebiete (BROCKMANN 1989).

Nordrhein-Westfalen: Stark gefährdet.

Rheinland-Pfalz: Stark gefährdet. Im Soonwald (Hunsrück), im Taunus und in der Eifel vorkommend. Außerdem im Osten der belgischen Ardennen im Grenzgebiet zu Deutschland (LAFRANCHIS 2000, ZAPP 2010).

Saarland: Obwohl *E. ligea* in der obigen Roten Liste nicht erwähnt wird, kam die Art ehemals auch im saarländischen Teil des Hunsrücks (Sonnwald) vor, ist dort allerdings aktuell verschollen (ZAPP 2010).

Bayern: Vorwarnliste. In der submontanen bis montanen Stufe weit verbreitet (STETTNER et al. 2007). Im Grenzgebiet zu Baden-Württemberg liegen nur wenige Nachweise vor. Diese liegen im Unteren Illertal und auf der bayerischen Seite der Adelegg. Ansonsten ist die Art vor allem im bayerischen Alpen- und Voralpengebiet südlich von München und Augsburg heimisch. Ein weiterer Verbreitungsschwerpunkt befindet sich ganz im Osten Bayerns im Oberpfälzer und Bayerischen Wald, der sich bis nach Tschechien fortsetzt. Vereinzelt ist *E. ligea* darüber hinaus auf der Frankenalb, im Thüringisch-Fränkischen Mittelgebirge und in der Südrhön verbreitet (BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ 2001).

4.3.1.4 Literatúrauswertung der Lebensräume

E. ligea ist eine mesophile Waldart montan getönter, frisch-feuchter Nadel- und Laubmischwälder, die im Gegensatz zu den beiden anderen *Erebia*-Arten noch mehr an den Wald gebunden ist (EBERT & RENNWALD 1991b, SETTELE et al. 1999, HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005). Im Folgenden sollen detaillierte Habitatbeschreibungen aus verschiedenen Regionen (Mittel-)Europas dargestellt werden, um das komplette Spektrum besiedelbarer Habitate determinieren zu können. Die folgende Tabelle (Tab. 4.156) soll einen Überblick über besiedelbare Habitate geben:

Tab. 4.156: Von *E. ligea* besiedelte Habitattypen in Europa.

Habitat	Region
Freiflächen und Saumbiotope in Mittelgebirgswäldern (Kahlschläge, Lichtungen, Waldwege), Waldränder, Waldwiesen, lichte frisch-feuchte Nadel- und Laubmischwälder ^{1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 24}	Mitteleuropa, Alpenregion
(Sekundäre) Bruchwälder, Auwaldbereiche, Moorwälder, grundwassernahe Feuchtwälder ^{5, 7, 11, 12, 17, 25}	Mitteleuropa, Alpenregion
Versaumte Halbtrockenrasen am Waldrand, strukturreiche xerotherme Waldsäume ^{5, 21, 22}	Mitteleuropa
Bergmähder, Bergwiesen (Kohldistelwiesen), Saumfluren der Bergbäche ^{1, 4, 5, 9}	Mitteleuropa, Alpenregion
Lichte Kiefern-Trockenwälder, Truppenübungsplätze, Bergbaufolgegesellschaften ^{17, 21, 23}	Mitteleuropa, Alpenregion

Legende: 1 = AISTLEITNER (1999), 2 = BELIN (1999), 3 = BROCKMANN (1989), 4 = DIETRICH (2004), 5 = EBERT & RENNWALD (1991b), 6 = GOFFART et al. (1999), 7 = GOLDSCHALT (1998), 8 = HUEMER (2004), 9 = KLAUSNITZER & REINHARDT (2006), 10 = LAFRANCHIS (2000), 11 = LIEBHEIT & SCHÄFER (1979), 12 = MEINEKE (1982), 13 = RHEINHARDT et al. (2007), 14 = SBN (1987), 15 = SCHÄFER (1980), 16 = SETTELE et al. (1999), 17 = SONDEREGGER (2005), 18 = STETTNER et al. (2007), 19 = THUST et al. (2006), 20 = TOLMAN & LEWINGTON (1998), 21 = WEIDEMANN (1995), 22 = WOLF & ZIMMERMANN (1996), 23 = LAND SACHSEN-ANHALT (2009), 24 = ZAPP (2010), 25 = ZIER (1985).

4.3.1.5 Literatúrauswertung der besiedelten Habitate in Europa

Frankreich: Kahlschläge und Waldlichtungen in Laub- und Nadelwäldern (LAFRANCHIS 2000).

Belgien: Subalpine, lichte, gräserreiche und extensiv genutzte Fichten- und Laubmischwälder mit angrenzenden Feuchtwiesen in den Talsohlen und Magerrasen auf den Bergsatteln (GOFFART et al. 1999).

Österreich: In Südtirol wird *E. ligea* als Charakterart montaner Nadel- und Mischwälder bezeichnet. Sie besiedelt lichte Waldbestände, Waldlichtungen, Schlagfluren und Hochstaudenfluren (HUEMER 2004). In Vorarlberg an Waldsäumen, in Waldlückensystemen wie Schlagfluren und entlang von sonnigen Waldwegen, in lichten, wechselschattigen Wäldern, in Saumfluren der Bergbäche und auf Bergmähdern. *E. ligea* erreicht ihre größte Individuendichte auf brachliegenden, sich verbuschenden Kohldistelwiesen (AISTLEITNER 1999).

Schweiz: Im Jura lichte Fichten- und Weißtannenwälder sowie lichte Mischwälder tieferer Lagen und Kiefernwälder an eher trockenen Lokaltäten. Im tieferen Mittelland nurmehr selten in „schlecht gepflegten“ Mischwäldern und in eher trockenen Fichten- und Kiefernwäldern. Im Wallis auf der

nordexponierten Talseite in Kiefernwäldern bis in die Talsohle vorkommend, auf der südexponierten Talseite erst ab etwa 1000 m NN. Im Tessin in tieferen Lagen sehr selten, jedoch starke Populationen von 900-1700 m NN in lichten Fichtenwäldern und in Mischwäldern mit Fichten, Weißtannen und Buchen. In den Schweizer Alpen vor allem in Misch-, Föhren- und Fichtenwäldern. Zudem mehrere bekannte Standorte in Auwäldern der größeren Flüsse, in lichten Lärchenwäldern und in Legföhrenwäldern (bis 2000 m NN) (GONSETH 1987, SBN 1987, SONDEREGGER 2005).

Tschechien und Slowakei: Lokal verbreitete Begleitart von Lichtungen in Laub- und Nadelwaldbeständen höherer Lagen (BELIN 1999).

4.3.1.6 Literaturoswertung der besiedelten Habitate in Deutschland

Sachsen-Anhalt: Auf ehemaligen Truppenübungsplätzen und in Bergbaufolgegesellschaften (LAND SACHSEN-ANHALT 2009).

Sachsen: Im Bergland vorkommend ist *E. ligea* eine Saumart der Gebirgswiesen, Sumpfwiesen, Waldränder, heller Fichtenwaldränder und Gebüsche. Sie bevorzugt blütenreiche Habitate, die nicht zu trocken sind (DIETRICH 2004, KLAUSNITZER & REINHARDT 2006). Nach REINHARDT et al. (2007) handelt es sich bei *E. ligea* um einen Biotopkomplexbewohner, der an Wälder mit ihren Strukturen (luftfeuchte Säume, Waldränder, Schneisen, Lichtungen, Waldwiesen) gebunden ist.

Thüringen: Säume und Mäntel feuchter Nadel- und Laubmischwälder, in Mischwäldern der Hügellstufe deutlich seltener (THUST et al. 2006).

Hessen: In der collinen bis montanen Stufe auf Wiesen und Lichtungen der großen Waldgebiete. Die Art ist auf die Nachbarschaft extensiv genutzter Waldwiesen bzw. breiter besonnener Waldwege und lichter Waldaußen- bzw. -innenränder angewiesen (BROCKMANN 1989).

Bayern: Meist lichte und frische Wälder sowie Waldsäume und angrenzende Wiesen (STETTNER et al. 2007). Außerdem an der Grenze von lichten Kiefern-Trockenwäldern zu höherwüchsigen Kalkmagerrasen (nördl. Frankenalb) (WEIDEMANN 1995).

Baden-Württemberg: Waldränder und -wege sowie Lichtungen (Schlagfluren, Waldwiesen) in feuchten Nadelwäldern und Laubmischwäldern des Hügell- und Berglandes. Auf der Schwäbischen Alb in halbschattigen Tälern in oder am Rande von Buchenwäldern, teilweise auch an stark versauften oder verbuschten Trockenrasen (Wacholderheiden) (EBERT & RENNWALD 1991b). In Oberschwaben auf Feuchtwiesen im Randbereich von Hochmooren, in Bruchwäldern, feuchten Laubmischwäldern und in Auwäldern (MEINEKE 1982, EBERT & RENNWALD 1991b, GOLDSCHALT 1998). Im Schwarzwald auch auf Bergwiesen und Silikat-Magerrasen (EBERT & RENNWALD 1991b). Im Albvorland entlang von Hochwaldrändern, auf Kahlschlägen und entlang lichter Waldwege mit reicher Schlagflurvegetation, außerdem an Erlenbruchwäldern (LIEBHEIT & SCHÄFER 1979, SCHÄFER 1980). In den Oberen Gäuen in versauften Magerrasen und angrenzenden lichten Kiefernwäldern verbreitet (WOLF & ZIMMERMANN 1996).

4.3.1.7 Literaturoswertung der Höhenverbreitung

Im Gegensatz zu *E. aethiops* und *E. medusa* ist *E. ligea* ausschließlich in Skandinavien bis auf Meereshöhe verbreitet (TOLMAN & LEWINGTON 1998). Im übrigen Europa bevorzugt die Art eindeutig montane Regionen. Allgemein wird eine Höhenverbreitung von 0–2300 m angegeben, die Art fehlt also in der alpinen Stufe

weitgehend (TOLMAN & LEWINGTON 1998, HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005). In Frankreich ist *E. ligea* von 400 – 1800 m NN verbreitet (LAFRANCHIS 2000). Im Alpengebiet steigt die Art in Südtirol bis auf 2300 m NN, während sie in Vorarlberg nur in den untersten Tallagen zwischen 450 und 1200 m NN angetroffen wird. Auch in der Schweiz bewegen sich die Vorkommen zwischen 430 und 1900 m NN (AISTLEITNER 1999, HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005).

In Deutschland liegen fast alle Vorkommen im Bereich der Mittelgebirge (Niedersachsen, Sachsen-Anhalt, Thüringen: Harz 800–1100 m NN, Thüringer Wald und Thüringer Schiefergebirge 800–1000 m NN; Sachsen: 500–1100 m NN; Hessen: Rhön 600–900 m NN; Rheinland-Pfalz, Nordrhein-Westfalen: Hunsrück 500–800 m NN, Eifel 400–700 m NN, Taunus 500–800 m NN; Bayern: Voralpengebiet bis 2000 m NN, Baden-Württemberg: Schwarzwald 600–1400 m NN, Schwäbische Alb 600–900 m NN, Adelegg 800–1100 m NN). In tieferen Lagen ist *E. ligea* dagegen sehr selten oder bereits erloschen. So kam die Art in Niedersachsen ehemals im Solling (bis 500 m NN) vor (CDL NIEDERSACHSEN 2009). In Sachsen ist *E. ligea* nicht mehr aus den Wäldern der Vorgebirgslandschaft belegt und besiedelt momentan ausschließlich Höhenlagen über 500–600 m NN (DIETRICH 2004, KLAUSNITZER & REINHARDT 2006, RHEINHARDT et al. 2007). Auch in Thüringen ist die Art in den Wäldern der Hügelstufe deutlich seltener (THUST et al. 2006). In Hessen fehlt *E. ligea* mittlerweile in Südhessen (BROCKMANN 1989). Auch in Baden-Württemberg ist die Art aus den tiefliegenden Regionen (Albvorland, nördliche Obere Gäue, Oberschwaben) schon verschwunden.

4.3.1.8 Literaturswertung des Entwicklungszyklus

Für *E. ligea* wird meist ein obligatorischer zweijähriger Entwicklungszyklus propagiert (SBN 1987, BINK 1992, TOLMAN & LEWINGTON 1998, SONDEREGGER 2005). Demnach überwintert die fertig entwickelte L1 das erste Mal in der Eihülle. Die zweite Überwinterung findet am Ende des L4-Stadiums statt, im L5-Stadium erfolgt dann die Verpuppung (SONDEREGGER 2005). Die Beobachtungen zweijähriger Entwicklungen beziehen sich auf höhere Lagen (Alpen) oder nordische Regionen (Skandinavien), weshalb diese nicht unbedingt für die temperaten Regionen Mitteleuropas gelten müssen. Das in Mitteleuropa beschriebene häufigere Auftreten in ungeraden Jahren würde jedoch auch hier für eine zweijährige Entwicklung sprechen (vgl. GOLDSCHALT 1998, GOFFART et al. 1999, RHEINHARDT et al. 2007).

4.3.2 Regionalverbreitung (Hypothese 1)

E. ligea kommt aktuell noch im Südschwarzwald, im Südteil der Oberen Gäue, auf der Schwäbischen Alb und auf der Adelegg vor. Ausgestorben ist die Art am südlichen Oberrhein (Kaiserstuhl), im Nordschwarzwald, im Nordteil der Oberen Gäue, im Albvorland und in Oberschwaben (Tab. 4.157).

Tab. 4.157: Naturräume Baden-Württembergs und deren historische und aktuelle Besiedlung durch *E. ligea*.

Region	Naturraum 4. Ordnung	Vorkommen	Letztnachweis	Kontrolle
Südliche Oberrheinebene	Freiburger Bucht	1	vor 1900	Nein
	Kaiserstuhl	2 (zweifelhaft)	1980	Ja (2011)
Kraichgau und Neckarbecken	Neckarbecken	1 (zweifelhaft)	1916	Nein
Tauber- und Bauland	Tauberland	1 (nicht glaubhaft)	1903	Nein
Albvorland	Stuttgarter Bucht	2	1843	Nein
	Mittleres Albvorland	2	1971-1988	Nein
	Schönbuch und Glemswald	20	1995	Ja (2011)
	Südwestliches Albvorland	2	1991	Nein
Obere Gäue	Obere Gäue Nordteil	5	1995	Ja (2011)
	Obere Gäue Südteil	9	2006	Nein
	Baar	9	2007	Nein
	Alb-Wutach-Gebiet	5	2011	Nein
Nordschwarzwald	Ortenau-Bühler Vorberge	1	1901-1950	Nein
	Schwarzwald-Randplatten	1	1964	Nein
	Grindenschwarzwald	10	1975	Nein
Südschwarzwald	Mittlerer Schwarzwald	4	2007	Nein
	Südöstlicher Schwarzwald	10	2011	Ja (2011)
	Hochschwarzwald	82	2011	Ja (2011)
Ostalb	Lonetal-Flächenalb	3	1971-1988	Nein
	Albuch und Härtsfeld	12	2011	Ja (2011)
Mittlere Alb	Mittlere Flächenalb	40	2011	Ja (2009)
	Mittlere Kuppenalb	79	2012	Ja (2012)
Westalb	Hegualb	3	1975	Nein
	Baaralb und Oberes Donautal	26	2012	Nein
	Hohe Schwabenalb	38	2012	Ja (2011)
Nördliches Oberschwaben	Donau-Ablach-Platten	8	1989	Ja (2011)
	Riß-Aitrach-Platten	12	1983	Ja (2011)
	Oberschwäbisches Hügelland	17	2003	Ja (2011)
	Unteres Illertal	5	2011	Ja (2011)
Allgäu und Adelegg	Westallgäuer Hügelland	11	2001	Ja (2011)
	Adelegg	14	2011	Ja (2011)
Bodenseeregion	Hegau	8	2001	Ja (2011)

Legende: Vorkommen = Anzahl der jemals im jeweiligen Naturraum bekannt gewordenen Populationen; Kontrolle = Naturraum wurde auf aktuelle Vorkommen der Art kontrolliert (Ja), Angabe mit Jahreszahl der letzten Begehung.

4.3.2.1 Südliche Oberrheinebene

Von der Südlichen Oberrheinebene liegen insgesamt drei Meldungen aus den Naturräumen Kaiserstuhl und Freiburger Bucht vor (Tab. 4.157). Alle Nachweise müssen aus heutiger Sicht zweifelhaft erscheinen. Die beiden Nachweise vom Kaiserstuhl sind wahrscheinlich auf Verwechslungen mit *E. aethiops* zurückzuführen. Hierfür spricht in einem Fall das phänologisch späte Funddatum (22.08.1924) und im anderen Fall das späte Fundjahr (1980). *E. aethiops* war dagegen zu dieser Zeit noch am Kaiserstuhl verbreitet.

Die Meldung aus der Freiburger Bucht aus dem 19. Jahrhundert ist nicht mehr zu rekonstruieren. Allerdings könnte die Nähe der Schwarzwald-Populationen für einen Nachweis bei Freiburg sprechen. Bodenständig war *E. ligea* am gesamten Oberrhein höchstwahrscheinlich nie.

4.3.2.2 Kraichgau und Neckarbecken

Aus dem Naturraum Neckarbecken liegt ein Einzelnachweis aus dem Jahre 1916 bei Allmersbach im Tal (MTB 7022) vor (Tab. 4.157). Es ist nicht auszuschließen, dass sich die ehemaligen Populationen des Albvorlandes (insbesondere des Schönbuchs und Glemswaldes) zu jener Zeit bis in die Region nördlich von Stuttgart erstreckten. Allerdings existiert auch ein Nachweis von *E. aethiops* aus dieser Region aus dem selben Zeitraum, weshalb auch eine Verwechslung nicht auszuschließen ist. Der Nachweis muss deshalb zumindest als zweifelhaft eingestuft werden.

4.3.2.3 Tauber- und Bauland

Auch aus dem Tauberland existiert ein Einzelnachweis aus dem Jahre 1903 bei Lauda-Königshofen (MTB 6424) (Tab. 4.157). Da aus diesem Naturraum keine weiteren Nachweise bekannt geworden sind, die nächsten Vorkommen sehr weit entfernt sind und deshalb auch nicht von einem verfliegenen Exemplar ausgegangen werden kann, muss diese Meldung als Fehlbestimmung eingestuft werden. *E. ligea* kam damit definitiv nicht in der Region Tauber- und Bauland vor.

4.3.2.4 Albvorland

Nachweise von *E. ligea* existieren aus den Naturräumen Mittleres Albvorland, Schönbuch und Glemswald, Südwestliches Albvorland und Stuttgarter Bucht (Tab. 4.157). Aus der Stuttgarter Bucht ist die Art schon sehr früh, etwa Mitte des 19. Jahrhunderts, verschwunden. Auch die Nachweise aus dem Mittleren Albvorland bei Reutlingen datieren aus jener Zeit. Ein neuerer Fundort aus dem Zeitraum 1971 bis 1988 ist bei EBERT & RENNWALD (1991b) (MTB 7422) belegt. Dieser grenzt direkt an die (ehemaligen) Vorkommen der Zeugenberge der Mittleren Alb bei Neuffen (ebenfalls MTB 7422) und muss daher als randlich eingestuft werden. Aus dem Südwestlichen Albvorland wurden nur zwei Nachweise aus der Umgebung von Owingen (MTB 7618) bekannt. Auch diese Vorkommen liegen im Randbereich des Naturraums und grenzen an die besser besiedelten Naturräume der Oberen Gäue und der Schwäbischen Alb an. Der letzte Nachweis stammt aus dem Jahre 1991. Wahrscheinlich sind diese Populationen heute bereits erloschen. Deutlich weiter verbreitet war *E. ligea* im Naturraum Schönbuch und Glemswald. Hier war die Art neben den beiden genannten Wäldern auch im Rammert anzutreffen. Bis etwa Mitte der 1980er-Jahre war sie in diesem Naturraum noch weit verbreitet und wurde regelmäßig nachgewiesen.

So kam die Art etwa im Mahdenbachtal bei Sindelfingen (MTB 7220) (LIEBHEIT & SCHÄFER 1979), im Neuweiler Grubenhau (MTB 7320), im Goldersbach- und Kirnbachtal bei Bebenhausen (MTB 7420) und im Kayher Tal bei Herrenberg (MTB 7419) vor (HERMANN, schriftl.). Jedoch bemerkte schon SCHÄFER (1980), dass er die Art an den meisten Flugplätzen seit Jahren nicht mehr beobachtet hatte und sie nur noch vereinzelt vorkommen ist. Auch HEIN (1985) beobachtete sie nur vereinzelt. Die letzten Nachweise aus diesem Naturraum stammen ebenfalls aus dem Schönbuch und datieren aus den Jahren 1991, 1993 und 1995. Wie alle datumsgenauen Nachweise aus dem Albvorland liegen auch diese ausnahmslos in ungeraden Jahren, was angesichts des vermuteten zweijährigen Entwicklungszyklus bemerkenswert ist. Sie stammen aus den Tälern bei Herrenberg (MTB 7419, Kayher Tal, Sommertal, Ameisenbühl). Bei wiederholten Kontrollen von 2009 bis 2011 konnte die Art weder in diesen Tälern noch an einem sonstigen ehemaligen Fundort im Naturraum Schönbuch und Glemswald festgestellt werden, weshalb *E. ligea* damit im Albvorland als erloschen gelten muss.

4.3.2.5 Obere Gäue

In dieser Region ist *E. ligea* in den Naturräumen Obere Gäue, Baar und Alb-Wutach-Gebiet verbreitet (Tab. 4.157). Aus dem Nordteil der Oberen Gäue wurden nur relativ wenige Fundorte bekannt. Regelmäßig nachgewiesen wurde die Art im NSG Büchelberg bei Neuhausen (MTB 7218). Der letzte Nachweis vom Büchelberg datiert allerdings aus den 1960er-Jahren. Unweit davon bei Möttlingen (MTB 7218) konnte *E. ligea* noch Anfang der 1980er-Jahre belegt werden. Die letzten Funde aus dem Nordteil der Oberen Gäue stammen aus dem NSG Egenhäuser Kapf bei Egenhausen (MTB 7417) aus dem Jahre 1995 (WOLF & ZIMMERMANN 1996). Alle neueren Nachweise aus dieser Region wurden während der letzten vier Jahre jedoch erfolglos begangen. Damit ist die Art in diesem Teilraum sehr wahrscheinlich ausgestorben. Auch weiter südlich im Naturraum ist *E. ligea* keinesfalls häufig und nur in wenigen Gebieten in der Grenzregion zur Baar (MTB 7817) aktuell nachgewiesen. Auf der Baar und im Alb-Wutach-Gebiet ist die Art auch heutzutage noch verbreitet, jedoch nur von wenigen Fundorten nachgewiesen. Dies könnte mit der geringen Kartieraktivität in diesen Naturräumen zusammenhängen, wahrscheinlicher ist jedoch, dass *E. ligea* auch in diesem Teil der Oberen Gäue mittlerweile selten geworden ist.

4.3.2.6 Nordschwarzwald

Im Nordschwarzwald war *E. ligea* in den Naturräumen Ortenau-Bühler Vorberge, Schwarzwald-Randplatten und Grindenschwarzwald verbreitet (Tab. 4.157). Aus den Ortenau-Bühler Vorbergen (MTB 7216) liegt nur ein Einzelnachweis aus dem Zeitraum 1901 bis 1950 vor (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b). Von den Schwarzwald-Randplatten existiert ebenfalls nur ein Fundort bei Birkenfeld (MTB 7117), der das letzte Mal Mitte der 1960er-Jahre bestätigt wurde. In beiden Naturräumen ist *E. ligea* heutzutage mit Sicherheit erloschen. Im Grindenschwarzwald war die Art dagegen ehemals etwas weiter verbreitet. Die meisten Nachweise datieren allerdings aus der Zeit vor 1950. Letztmalig konnte *E. ligea* in diesem Naturraum Mitte der 1970er-Jahre bei Baiersbronn im Tonbachtal (MTB 7416) nachgewiesen werden. Dies ist auch gleichzeitig der letzte Fund aus dem gesamten Nordschwarzwald. Warum die Art im gesamten klimatisch eigentlich gut geeigneten Nordschwarzwald ausgestorben ist, kann im Nachhinein

nicht mehr eindeutig geklärt werden.

4.3.2.7 Südschwarzwald

Im südlichen Schwarzwald ist *E. ligea* in den Naturräumen Mittlerer Schwarzwald, Südöstlicher Schwarzwald und Hochschwarzwald verbreitet (Tab. 4.157). Aus dem Mittleren Schwarzwald existieren vier Fundmeldungen, wovon zwei neueren Datums sind. Diese liegen im Grenzbereich zum Südöstlichen Schwarzwald (MTB 7815 und 7816) und dürften noch aktuell sein. Dagegen liegen die Nachweise aus dem Nordteil des Mittleren Schwarzwaldes schon länger zurück (Anfang der 1980er-Jahre) und sind wahrscheinlich nicht mehr aktuell. Im Südöstlichen Schwarzwald ist *E. ligea* noch weiter verbreitet und aktuell nachgewiesen. Da dieser Naturraum unterkariert ist, liegen nur wenige Nachweise nach der Jahrtausendwende vor. Stichproben aus dem Jahr 2011 belegen allerdings eine weite Verbreitung der Art in diesem Naturraum.

Eines ihrer Schwerpunktorkommen in Baden-Württemberg besitzt *E. ligea* im Hochschwarzwald. Von hier existieren die meisten Nachweise, davon auch zahlreiche aktuelle. Bei stichprobenhaften Begehungen im Jahre 2011 stellte sich heraus, dass die Art in geeigneten Habitaten fast überall stetig angetroffen werden kann. Damit handelt es sich beim Südschwarzwald, im speziellen beim Hochschwarzwald, um das wichtigste Vorkommensgebiet von *E. ligea* in Baden-Württemberg.

4.3.2.8 Ostalb

Auf der östlichen Schwäbischen Alb ist bzw. war *E. ligea* in den Naturräumen Lonetal Flächenalb und Albuch und Härtsfeld verbreitet (Tab. 4.157). Von der Lonetal-Flächenalb liegen nur drei Nachweise aus dem Zeitraum von 1971 bis 1988 (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b) vor. Da dieser Naturraum relativ gut kartiert ist, scheint es unwahrscheinlich, dass hier noch neuere Nachweise zu erwarten sind. Demnach ist *E. ligea* auf der Lonetal-Flächenalb wahrscheinlich ausgestorben. Noch aktuell besiedelt ist dagegen der Naturraum Albuch und Härtsfeld. Allerdings existieren neuere Nachweise nur aus einem eng begrenzten Gebiet um das Wental bei Zang (MTB 7226). Aus dem NSG Kaltes Feld bei Lauterstein (MTB 7225) wird *E. ligea* noch aus dem Jahre 2005 gemeldet, Kontrollen 2011 und 2012 blieben jedoch ergebnislos. Aufgrund der Größe des zu untersuchenden Gebietes und der verhältnismäßig geringen Zeit, die zur Bearbeitung zu Verfügung stand, ist damit ein Vorkommen der Art im NSG Kaltes Feld nicht auszuschließen. Daneben existieren nur zwei weitere Fundorte in der Zeit nach 1990. In der Hirschhalde bei Heidenheim (MTB 7226) konnte W. WAGNER (schriftl.) die Art seit 1999 nicht mehr nachweisen. Das NSG Am Zwing bei Neresheim (MTB 7227) wurde 2011 erfolglos begangen. Es ist deshalb davon auszugehen, dass *E. ligea* auf der Ostalb nur noch im weiteren Umkreis des Wentals anzutreffen ist und damit auf der östlichen Albhochfläche als deutlich rückläufig angesehen werden muss.

4.3.2.9 Mittlere Alb

Von der Mittleren Albhochfläche liegen zahlreiche ältere und neuere Nachweise aus den Naturräumen Mittlere Flächenalb und Mittlere Kuppenalb vor (Tab. 4.157). In beiden Naturräumen ist *E. ligea* auch aktuell noch vertreten und in geeigneten Habitaten regelmäßig jedoch keinesfalls häufig anzutreffen. Hierbei sind die Nachweise von der Mittleren Flächenalb, vor allem im Kontaktgebiet zur Ostalb, etwas

spärlicher, während die Art auf der Mittleren Kuppenalb in Richtung Westalb immer häufiger wird. Außerdem ist zu bemerken, dass die Vorkommen am nördlichen und südlichen Albtrauf stark rückläufig sind und großteils während der letzten Jahre nicht mehr bestätigt werden konnten. Dies betrifft vor allem die Zeugenberge im Raum Bad Ditzgenbach, Hausen a. d. Fils und Neuffen (MTB 7422, 7423, 7424), den Albtrauf bei Pfullingen und Mössingen (MTB 7520 und 7521), das Killertal bei Jungingen (MTB 7620) und den südlichen Albtrauf bei Emeringen und Langenenslingen (MTB 7723 und 7822). Neuere Nachweise aus dem Neuffener Raum fehlen völlig. Bei Pfullingen konnte 2011 nur ein Exemplar im Zellertal bei Unterhausen (MTB 7521) nachgewiesen werden. Auf dem Rossberg bei Gönningen (MTB 7520) konnte ein 2009 nachgewiesenes Vorkommen in den nächsten drei Jahren ebenso nicht mehr bestätigt werden wie die Vorkommen im NSG Öschenbachtal bei Öschingen (MTB 7520). Allein im Killertal bei Jungingen fliegt *E. ligea* noch regelmäßig in geringer Individuenzahl am Köhlberg (MTB 7620). Die weitere Entwicklung der Populationen am Albtrauf sollte in den nächsten Jahren genau beobachtet werden.

4.3.2.10 Westalb

Auf der westlichen Albhochfläche ist bzw. war *E. ligea* in den Naturräumen Hegualb, Baaralb und Oberes Donautal sowie auf der Hohen Schwabenalb verbreitet (Tab. 4.157). Von der Hegualb existieren nur drei Nachweise, der letzte von Mitte der 1970er-Jahre, weshalb angenommen werden muss, dass die Art dort aktuell nicht mehr vorkommt. Es darf allerdings nicht unerwähnt bleiben, dass *E. ligea* weiter südlich im Hegau bis etwa zur Jahrtausendwende nachgewiesen ist, weshalb ein zumindest deutlich längeres Vorkommen (als 1975) auf der Hegualb vermutet werden kann. Im Naturraum Baaralb und Oberes Donautal existieren zahlreiche Nachweise der Art, darunter auch einige aktuelle. Allerdings deuten einige Nicht-Nachweise an ehemaligen Vorkommensorten (z.B. bei Blumberg, MTB 8117, DEURING, schriftl.) darauf hin, dass die Art auch in diesem Naturraum an den klimatisch ungünstigeren Standorten rückläufig ist. Ein weiterer Vorkommensschwerpunkt von *E. ligea* in Baden-Württemberg befindet sich dagegen auf der Hohen Schwabenalb. Zwar existieren aus diesem schlecht kartierten Naturraum nur relativ wenige Nachweise, Stichproben im Jahre 2011 ergaben jedoch eine weite Verbreitung und schon länger zurückliegende Funddaten konnten erneut bestätigt werden. Beispielsweise konnten rund um das NSG Kraftstein bei Mahlstetten (MTB 7919) bei jeder Begehung mehrere Falter von *E. ligea* nachgewiesen werden.

4.3.2.11 Nördliches Oberschwaben

In dieser Region war *E. ligea* ehemals in den Naturräumen Donau-Ablach-Platten, Riß-Aitrach-Platten, Oberschwäbisches Hügelland und Unteres Illertal verbreitet (Tab. 4.157). Auf den Riß-Aitrach-Platten in der Region um Leutkirch i. A. (MTB 8126) war *E. ligea* in den Wäldern weit verbreitet. Die bis etwa Mitte der 1980er-Jahre nachgewiesenen Vorkommen konnten 2011 nicht mehr bestätigt werden. Auffällig ist hierbei, dass es während der 1980er-Jahre anscheinend mühelos gelang, innerhalb weniger Tage an zahlreichen verschiedenen Fundorten in den Wäldern um Leutkirch die Art nachzuweisen. Ein bekannter Fundort der Donau-Ablach-Platten war das südliche Federseegebiet (Steinhauser Ried, MTB 7923). Nachweise existieren bis Mitte der 1970er-Jahre (MEINEKE 1982). Bei mehreren Begehungen konnte

jedoch weder dieser Fundort noch der potentielle Lebensraum im Unteren Schienenwald bei Oggelshausen (Habitat des Gelbringfalters (*Lopinga achine*), MTB 7924) bestätigt werden. Da auch die weiteren ehemaligen Fundorte im NSG Pfrunger Ried (MTB 8022) und im NSG Taubenried bei Pfullendorf (MTB 8021) erfolglos kontrolliert wurden, muss davon ausgegangen werden, dass *E. ligea* in diesem Naturraum ausgestorben ist. Im Oberschwäbischen Hügelland war *E. ligea* ehemals im Altdorfer Wald (MTB 8124) und in den Tobeln bei Horgenzell (MTB 8122 und 8222) verbreitet. Die Vorkommen in den Tobeln um Horgenzell konnten letztmalig 1988 bestätigt werden. Auch aus dem Altdorfer Wald existierte lange Zeit der Letztnachweis aus den späten 1980er-Jahren, dann jedoch konnte die Art 2003 im NSG Weißenbronnen (MTB 8124) erneut nachgewiesen werden. Alle ehemaligen Fundorte wurden mehrmals von 2009 bis 2011 auf Vorkommen von *E. ligea* kontrolliert, jedoch konnte kein Falter mehr gefunden werden. Deshalb muss die Art auch in diesem Naturraum aktuell als ausgestorben gelten. Im Unteren Illertal konnte 2005 bei Mooshausen (MTB 2005) auf baden-württembergischem Gebiet ein Nachweis von *E. ligea* erbracht werden (HEINZE, schriftl.) Auch 2011 gelang der Nachweis von zwei Exemplaren auf baden-württembergischer Seite. Jedoch darf nicht unerwähnt bleiben, dass geeignete Habitate aktuell fast ausschließlich auf bayerischem Landesgebiet existieren und deshalb diese Nachweise nicht überbewertet werden dürfen. Wahrscheinlich sind die Falter nur vom gegenüberliegenden Illerufer zugeflogen.

Damit muss auch für die gesamte Region des nördlichen Oberschwabens konstatiert werden, dass aktuell keine bodenständigen Populationen von *E. ligea* mehr existieren und diese Art als im Erlöschen begriffen eingeschätzt werden muss.

4.3.2.12 Allgäu und Adelegg

In dieser Region ist bzw. war *E. ligea* in den Naturräumen Westallgäuer Hügelland und Adelegg verbreitet (Tab. 4.157). Im Westallgäuer Hügelland kam die Art vor allem im Argental bei Wangen i. A. vor (MTB 8224 und 8225). Daneben existieren einige Nachweise aus Mooren um Kißlegg (MTB 8125 und 8225). Aus den Moorwäldern wurde *E. ligea* seit etwa Mitte der 1980er-Jahre nicht mehr nachgewiesen. Deutlich länger hatten die Populationen in den lichten Laubmischwäldern des Argentals Bestand. Bei Dürren wurde ein Vorkommen durch den Bau einer Autobahn zerstört (GOLDSCHALT 1998). Der letzte Nachweis gelang um die Jahrtausendwende bei Wangen-Beutelsau (MTB 8225). Seitdem wurde die Art nicht mehr im Westallgäuer Hügelland nachgewiesen und muss deshalb als ausgestorben gelten. Auch die Nachkontrolle der ehemaligen Fundorte zwischen 2009 und 2011 erbrachte in diesem Naturraum keine Nachweise mehr. Die Adelegg stellt dagegen den dritten Verbreitungsschwerpunkt der Art in Baden-Württemberg dar. Von dort ist *E. ligea* von einigen Fundstellen auch aktuell nachgewiesen. Vor allem die tief eingeschnittenen Tobel sind stetig und teilweise auch individuenreich besiedelt.

4.3.2.13 Bodenseeregion

In dieser Region war *E. ligea* ehemals nur im Hegau verbreitet (Tab. 4.157). Vor allem im Raum Engen (MTB 8118) konzentrieren sich die Nachweise. Die letzten Funde datieren um die Jahrtausendwende vom NSG Schoren und vom FND Talmühle (MTB 8118). Diese letzten beiden bekannten Fundorte wurden 2011 im Hinblick auf ein Vorkommen von *E. ligea* kontrolliert, jedoch erfolglos. Damit muss

angenommen werden, dass die Art im Hegau mittlerweile ebenfalls ausgestorben ist. Direkt am Bodensee kam sie niemals vor.

4.3.3 Rekapitulation der Arealregression von *E. ligea* in Baden-Württemberg (Hypothese 1)

Die in der Folge abgebildete Verbreitungskarte wurde auf Grundlage von insgesamt 633 Fundmeldungen für *E. ligea* erstellt. Fast alle Nachweise liegen quadrantengenau vor und reichen vom Beginn des 19. Jahrhunderts bis in das Jahr 2012. Die Meldungen entstammen mehrheitlich der Landesdatenbank des Naturkundemuseums Karlsruhe. Zudem sind zahlreiche Literaturmeldungen sowie Nachweise von Privatpersonen und eigene Funde eingearbeitet.

4.3.3.1 Phänologie/Flugzeit

E. ligea flog bis 1990 durchgehend von Anfang Juli bis Ende August (Abb. 4.57). Ihr Flugzeitmaximum erreichte sie dabei in der zweiten Julihälfte. Nachweise aus der ersten Augushälfte waren vor allem in den Höhenlagen von Schwarzwald und Schwäbischer Alb häufig. In der zweiten Augushälfte wurden die Individuenzahlen sehr spärlich, aus dem September war bis 1990 kein Nachweis bekannt.

Der früheste Nachweis gelang am 29.06.1952 im Südschwarzwald, der späteste Nachweis datiert vom 28.08.1985 aus dem Albvorland.

Ab 1990 sind zahlreiche Nachweise von *E. ligea* ab etwa Mitte Juni bekannt (Abb. 4.58). Die Art erreichte ihr Flugmaximum Mitte bis Ende Juli, um im August deutlich spärlicher zu werden. Auch in den Höhenlagen gelangen die meisten Nachweise bereits in der zweiten Julihälfte. Nachweise aus der zweiten Augushälfte waren sehr selten, allerdings existiert auch ein belegter Einzelnachweis von Anfang September. Dieser erfolgte am 02.09.2006 auf der Schwäbischen Alb. Die frühesten Nachweise gelangen jeweils am 19.06.2005 und 2007 im Südschwarzwald.

Die Flugzeit von *E. ligea* hat sich somit jahreszeitlich signifikant ($p < 0,001$) nach vorne verlagert. Die Art scheint im Gegensatz zu *E. aethiops* auf die Erwärmung des Klimas mit einer zeitlich nach vorne verschobenen Phänologie zu reagieren.

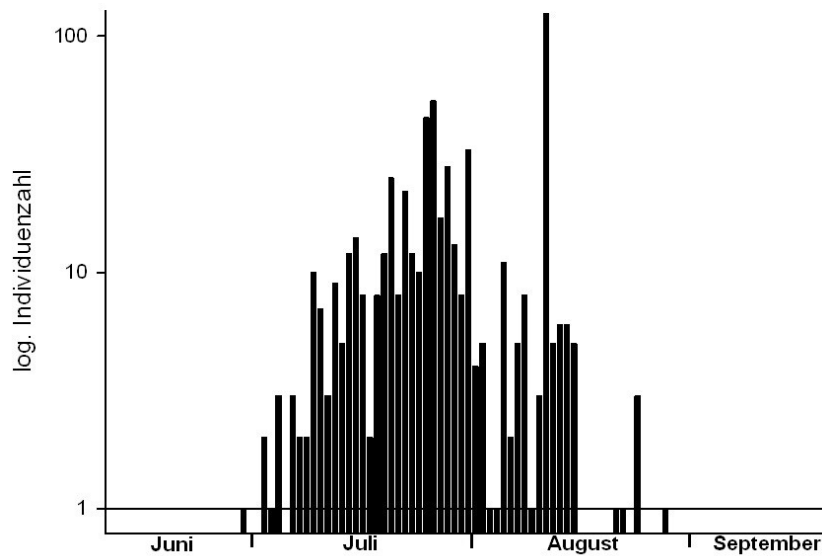


Abb. 4.57: Flugzeit von *E. ligea* bis zum Jahre 1990. Die Flugzeit erstreckt sich hauptsächlich auf den Juli und die erste August-Hälfte. n = 573. Quellen: Eigenes Datenarchiv mit Meldungen der Landesdatenbank Schmetterlinge (Karlsruhe) und von Privatpersonen.

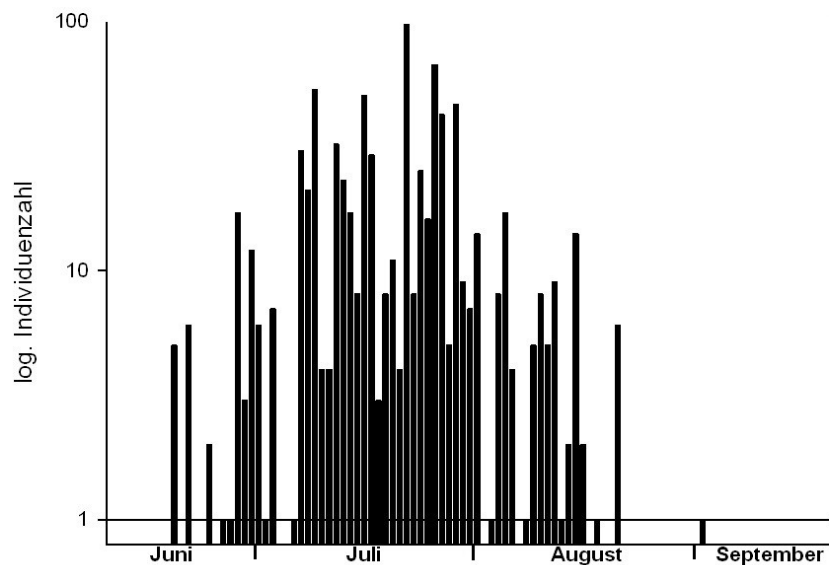


Abb. 4.58: Flugzeit von *E. ligea* ab dem Jahre 1990. Die Flugzeit beginnt bereits Mitte Juni und erstreckt sich bis in die erste August-Hälfte. n = 780. Quellen: Eigenes Datenarchiv mit Meldungen der Landesdatenbank Schmetterlinge (Karlsruhe) und von Privatpersonen.

Für *E. ligea* wird vermutet, dass sie generell einen zweijährigen Generationsrhythmus besitzt (SBN 1987, BINK 1992, TOLMAN & LEWINGTON 1998, SONDEREGGER 2005). Demnach existieren prinzipiell zwei komplett voneinander getrennte Linien, die nur in Ausnahmefällen (etwa bei sehr schneller einjähriger oder sehr langsamer dreijähriger Entwicklung) hybridisieren dürften. In Baden-Württemberg sind die Generationen der ungeraden Jahre deutlich besser vertreten (fast viermal häufiger) als diejenigen der geraden Jahre (Tab. 4.158). Diese ungleiche Verteilung besteht schon seit Beginn der Aufzeichnungen, scheint sich jedoch während der letzten Jahrzehnte nochmals verstärkt zu haben. Auch sind die Populationen ungerader Jahre individuenreicher. So konnten während ungerader Jahre insgesamt 1616 Individuen und während gerade Jahre nur 475 Tiere gezählt werden. Dies entspricht einem Anteil von 22,72 % der Individuen gerader Jahre.

Tab. 4.158: Nachweise von *E. ligea* (Anzahl Fundorte) in geraden und ungeraden Jahren. Die Art ist in ungeraden Jahren etwa um den Faktor 4 häufiger als in geraden Jahren.

Zeitraum	Nachweise in geraden Jahren	Nachweise in ungeraden Jahren	Nachweise in geraden Jahren [%]
bis 1950	15	31	32,61
1950-1970	17	22	43,59
1970er-Jahre	11	49	18,33
1980er-Jahre	41	66	38,32
1990er-Jahre	37	74	33,33
ab 2000	32	145	18,08
Summe	153	387	28,33

Ebenfalls interessant ist der Vergleich des Auftretens in den verschiedenen Bezugsräumen. So konnte *E. ligea* im Albvorland niemals in geraden Jahren nachgewiesen werden (Tab. 4.159). Vor allem in Oberschwaben und auf der Schwäbischen Alb ist die Art in ungeraden Jahren deutlich häufiger. Im Schwarzwald und in den Oberen Gäue ist diese Diskrepanz weniger ausgeprägt.

Tab. 4.159: Nachweise von *E. ligea* in geraden und ungeraden Jahren unterteilt nach Bezugsräumen. Angegeben ist außerdem der Letztnachweis in einem geraden Jahr im jeweiligen Bezugsraum.

Bezugsraum	Nachweise in geraden Jahren	Nachweise in ungeraden Jahren	Nachweise gerader Jahre [%]	Letztnachweis in geradem Jahr
Albvorland	0	18	0	-
Obere Gäue	8	18	30,77	2006
Oberschwaben	22	70	23,91	2010
Schwäbische Alb	57	190	23,08	2012
Schwarzwald	54	87	38,30	2006

Eine detailliertere Aufschlüsselung verdeutlicht, dass *E. ligea* vor allem in den warmen und atlantisch geprägten Regionen entweder überhaupt nicht oder nur vor langer Zeit in geraden Jahren in Erscheinung trat (Tab. 4.160). Dies ist neben dem Schönbuch und Glemswald auch im Nordteil der Oberen Gäue und

in der Bodenseeregion der Fall. Auch von der Ostalb liegen Nachweise aus geraden Jahren mittlerweile länger zurück und am Albtrauf der Mittleren Alb konnte *E. ligea* letztmals 1996 in einem geraden Jahr gefunden werden. Klammert man im Nördlichen Oberschwaben den fast ausschließlich auf bayerischer Seite liegenden Fundort im Illertal aus, datieren die letzten Nachweise aus dieser Region in einem geraden Jahr von 1988. Generell ist die Art in geraden Jahren fast ausschließlich in den Verbreitungszentren (Adelegg, Mittlere Alb, Westalb, Südteil der Oberen Gäue, Südschwarzwald) anzutreffen.

Tab. 4.160: Nachweise von *E. ligea* in geraden und ungeraden Jahren unterteilt nach Regionen. Vor allem in warmen und atlantisch geprägten Regionen liegen Nachweise aus geraden Jahren meist länger zurück.

Region	Nachweise in geraden Jahren	Nachweise in ungeraden Jahren	Nachweise gerader Jahre [%]	Letztnachweis in geradem Jahr
Schönbuch und Glemswald	0	18	0	-
Obere Gäue Nord	1	6	14,29	1958
Obere Gäue Süd	7	12	36,84	2006
Ostalb	2	16	11,11	1998
Mittlere Alb	38	125	23,31	2010
Westalb	27	49	35,53	2012
Nördliches Oberschwaben	8	36	18,18	2008
Allgäu und Adelegg	14	30	31,82	2010
Bodenseeregion	0	4	0	-
Nordschwarzwald	2	8	20,00	1964
Südschwarzwald	52	79	39,69	2006

4.3.3.2 Literaturoswertung der historischen Verbreitung

E. ligea war bereits historisch nur in der südlichen Hälfte Baden-Württembergs verbreitet (Abb. 4.59). So existieren etwa keinerlei glaubhafte Nachweise aus dem Tauber- und Bauland, aus der Kocher-Jagst-Region, aus den Keuperwaldbergen, vom Kraichgau sowie aus der Nördlichen und Mittleren Oberrheinebene. Die nördlichsten Vorkommen von *E. ligea* sind aus dem Schurwald und Welzheimer Wald und aus dem Nordschwarzwald belegt. Daneben kam die Art auch im Albvorland (Naturraum Schönbuch und Glemswald) und in den Oberen Gäuen vor. Die Populationen in den Oberen Gäuen hatten wahrscheinlich sowohl im Norden als auch im Süden Kontakt mit denen des Schwarzwaldes. Die Schwäbische Alb wurde von der Ostalb bis hin zur Hegau- und Baaralb besiedelt, wo die Vorkommen wiederum in Kontakt mit denen des Südschwarzwaldes traten. Auf der östlichen Albhochfläche sind schon historisch nur wenige Nachweise belegt. Oberschwaben wurde zwar flächendeckend, jedoch nur in zerstreuten Populationen besiedelt. Aus der Bodenseeregion sind keinerlei Vorkommen bekannt geworden. Die Populationen auf der Adelegg und im Unteren Illertal fanden ihre Fortsetzung auf bayerischem Landesgebiet. Im Südschwarzwald wurde über den Randen der schweizerische Kanton Schaffhausen erreicht. Darüber hinaus kam *E. ligea* möglicherweise auch in der Südlichen Oberrheinebene im Mooswald bei Freiburg i. B. und eventuell am Kaiserstuhl vor. Die Nachweise sind

jedoch unsicher und eventuell auf Verwechslungen mit *E. aethiops* zurückzuführen.

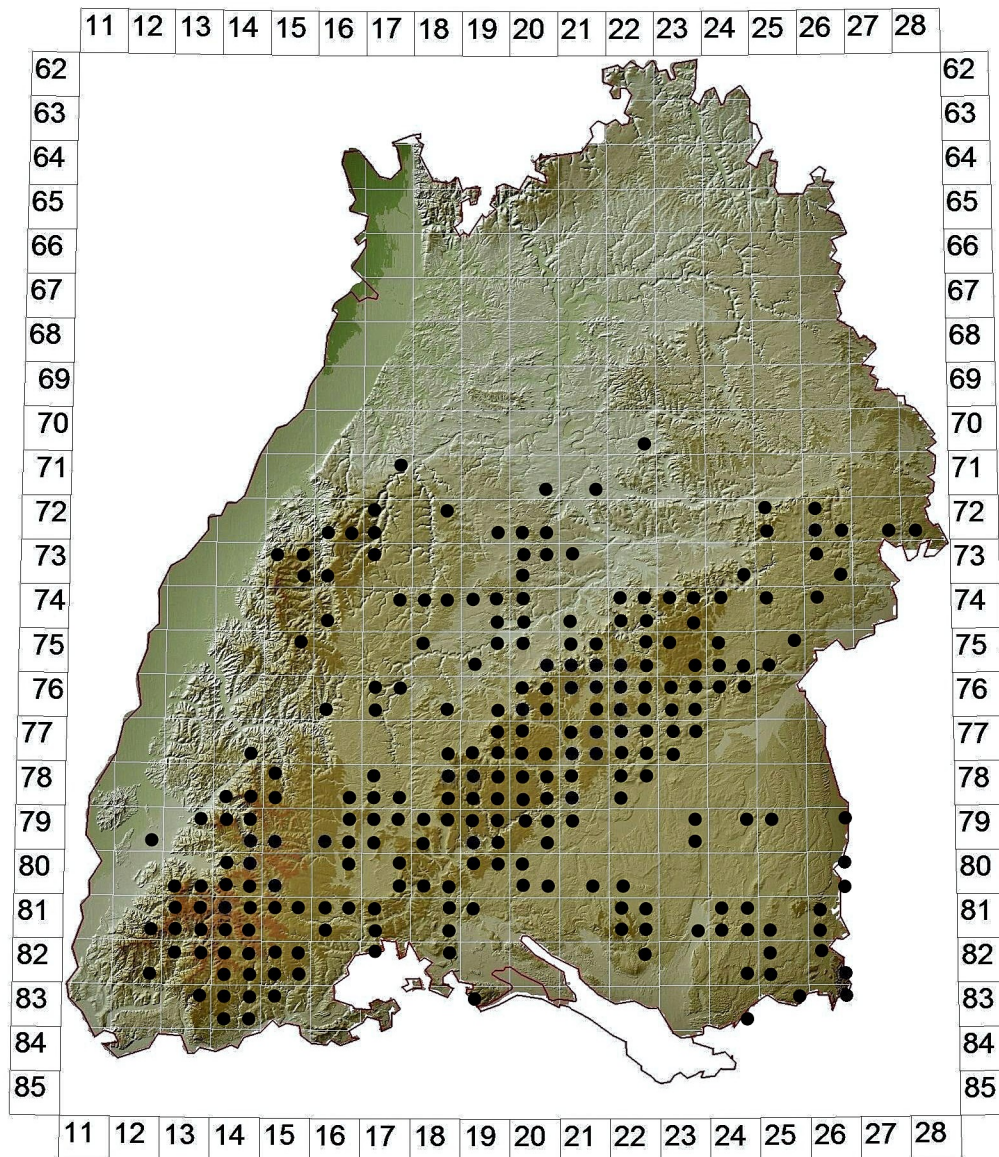


Abb. 4.59: Historische Verbreitung von *E. ligea* in Baden-Württemberg. Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.3.3.3 Literaturlauswertung der Verbreitung bis 1960

Der Rückgang von *E. ligea* in Baden-Württemberg setzte schon sehr früh ein. Bereits zu Beginn der 1960er-Jahre konnten die ehemaligen Vorkommen im Schurwald und Welzheimer Wald sowie zahlreiche Populationen des Nordschwarzwaldes nicht mehr bestätigt werden (Abb. 4.60). Auch der unsichere Fundort bei Freiburg i. B. ist seitdem verwaist.

Weit verbreitet (abgesehen von Schwarzwald und Schwäbischer Alb) war die Art zu diesem Zeitpunkt hingegen noch im Albvorland, in den Oberen Gäuen und in Oberschwaben

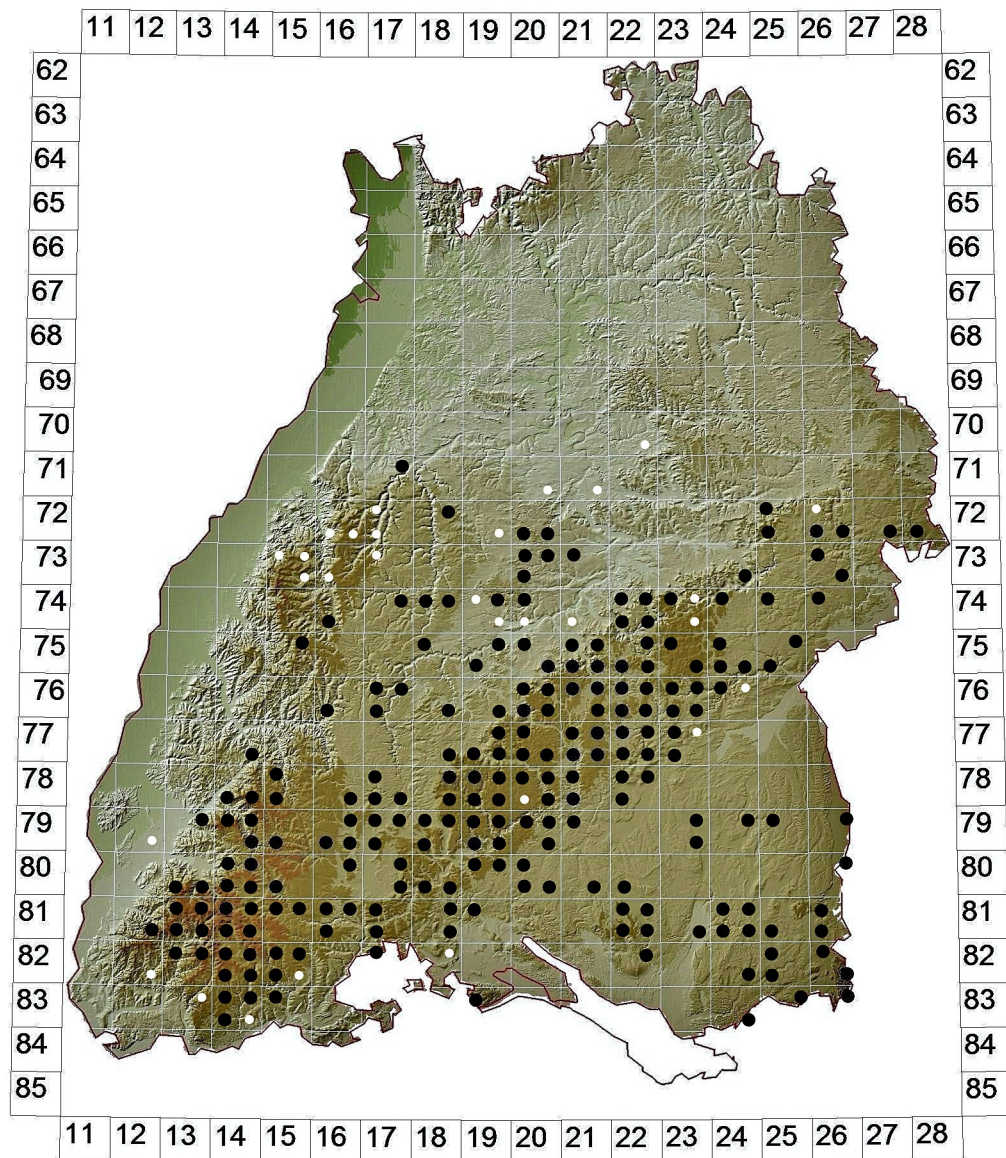


Abb. 4.60: Verbreitung von *E. ligea* in Baden-Württemberg bis 1960. Schwarze Punkte: Nach 1960 belegte Quadranten; weiße Punkte: Ausschließlich vor 1960 belegte Quadranten. Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.3.3.4 Literaturlauswertung der Verbreitung bis 1980

Bis Ende der 1970er-Jahre hatte sich das Verbreitungsbild von *E. ligea* in Baden-Württemberg nur unwesentlich, jedoch schleichend verändert (Abb. 4.61). Die Vorkommen im Nordschwarzwald, im Nordteil der Oberen Gäue und im Albvorland wurden spärlicher. Ansonsten war die Art auf der Schwäbischen Alb, im Südschwarzwald und in Oberschwaben noch weit verbreitet.

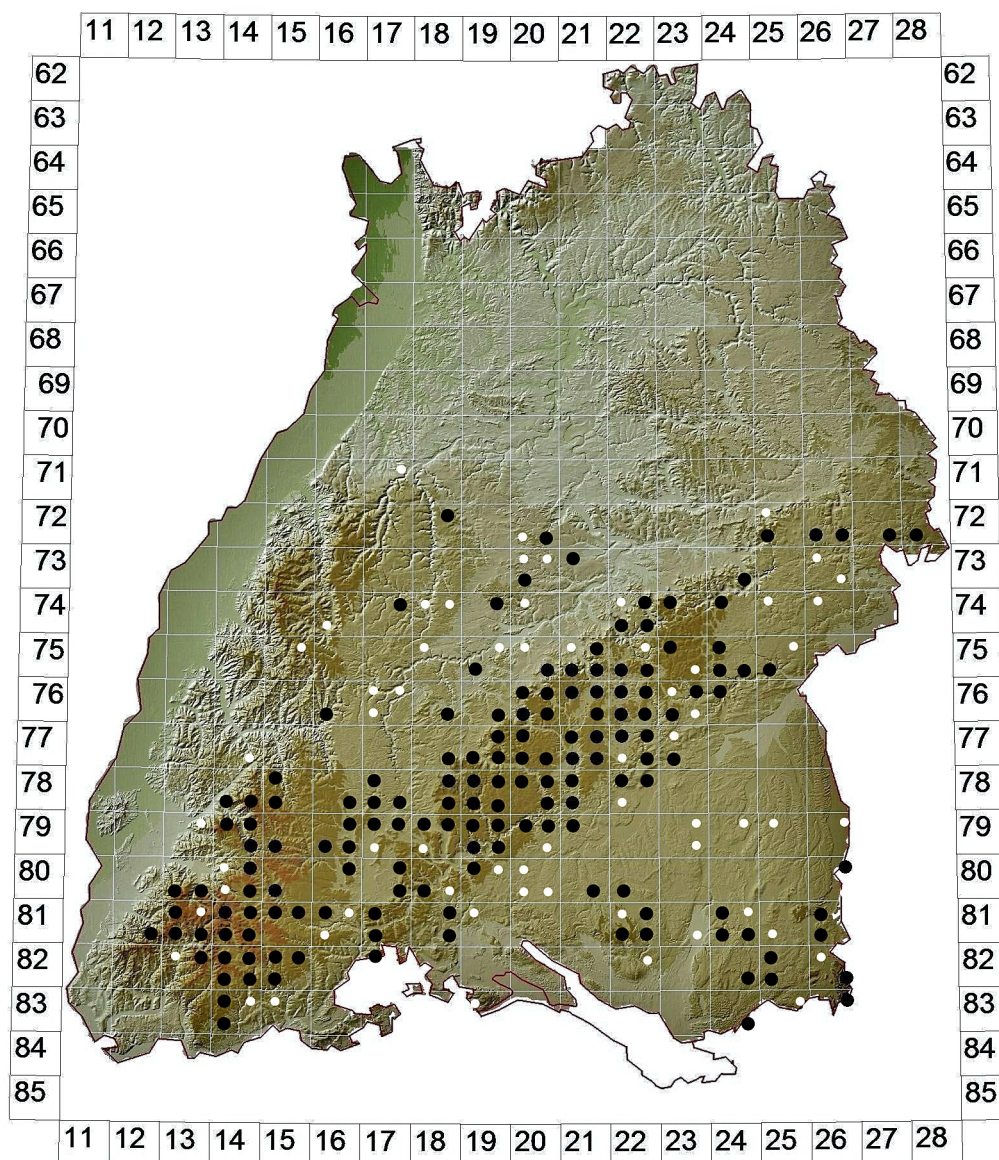


Abb. 4.61: Verbreitung von *E. ligea* in Baden-Württemberg bis 1980. Schwarze Punkte: Nach 1980 belegte Quadranten; weiße Punkte: Ausschließlich vor 1980 belegte Quadranten. Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.3.3.5 Literaturoauswertung der Verbreitung bis 2000

Bis zu Beginn der 1990er-Jahre existierten im Nordschwarzwald, im Nordteil der Oberen Gäue und im Albvorland nur noch vereinzelte, mittlerweile isolierte Populationen (Abb. 4.62). Auch in Oberschwaben und auf der östlichen Albhochfläche zeigten sich eindeutige Rückgangstendenzen. Allein auf der mittleren und westlichen Albhochfläche, im Südteil der Oberen Gäue und im Südschwarzwald war *E. ligea* noch weit verbreitet und regelmäßig anzutreffen.

Bis zum Jahre 2000 war *E. ligea* nur noch von jeweils einer Lokalität im Nordteil der Oberen Gäue (NSG Egenhäuser Kapf) und im Albvorland (Kayher Tal und umliegende Taleinschnitte) nachgewiesen. Im Nordschwarzwald konnte die Art nach dem letzten Nachweis in den 1980er-Jahren bei Möttlingen im Übergangsbereich zu den Oberen Gäuen nicht mehr bestätigt werden. Die Populationen auf der Ostalb und in Oberschwaben wurden immer vereinzelter und isolierter. So war *E. ligea* zu diesem Zeitpunkt in Oberschwaben bereits auf vier Regionen (Altdorfer Wald, Argental bei Wangen i. A., Unteres Illertal und Adelegg) zurückgedrängt. Die Populationen in den Verbreitungszentren der mittleren und westlichen Albhochfläche, des Südteils der Oberen Gäue sowie des Südschwarzwaldes blieben weitgehend konstant.

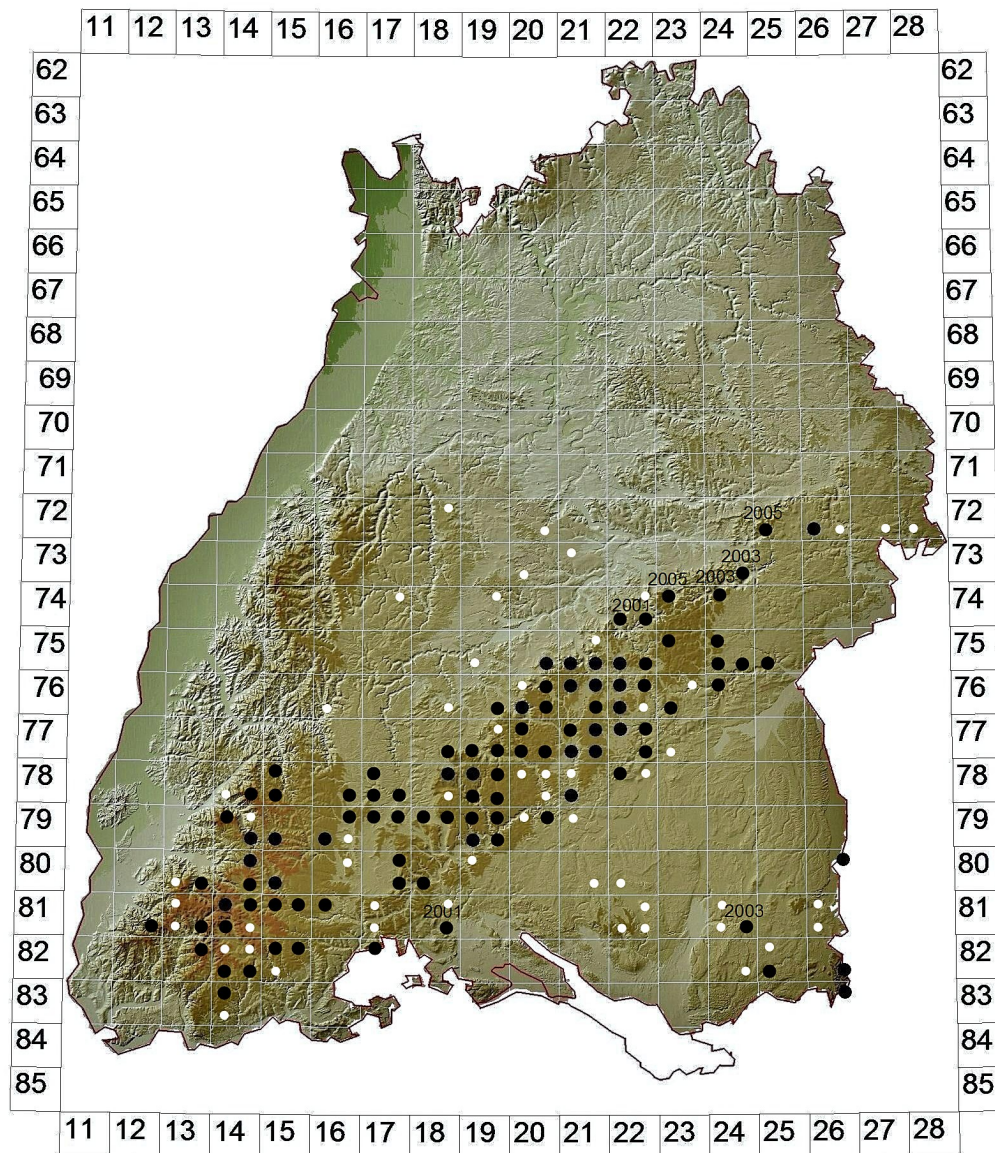


Abb. 4.62: Verbreitung von *E. ligea* in Baden-Württemberg bis 2000. Schwarze Punkte: Nach 2000 belegte Quadranten; weiße Punkte: Ausschließlich vor 2000 belegte Quadranten. Die Jahreszahlen geben den Letztnachweis für im Rahmen der Erhebungen nicht mehr bestätigte Vorkommen an. Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.3.3.6 Literaturoswertung der rezenten Verbreitung ab dem Jahre 2000

Ab dem Jahre 2000 sind auch die letzten Vorkommen im Albvorland und im Nordteil der Oberen Gäue definitiv erloschen (Abb. 4.63). Die Art muss deshalb in diesen Bezugsräumen aktuell als ausgestorben gelten. Auf der Ostalb ist nur noch ein kleiner Verbreitungsschwerpunkt um das Wental (MTB 7226) bekannt. Auch konnten zahlreiche Vorkommen am Albtrauf der mittleren Albhochfläche aktuell nicht mehr bestätigt werden, sodass zu befürchten ist, dass sich die Arealregression entlang des klimatisch begünstigten Albtraufs fortsetzen wird. Erloschen sind außerdem die Vorkommen am Südwestende der Schwäbischen Alb auf der Hegualb bei Engen. Die oberschwäbischen Populationen im Altdorfer Wald müssen aktuell ebenso als erloschen gelten wie die des Argentals bei Wangen i. A.. In beiden Regionen wurden die ehemaligen Fundorte jeweils mehrmals erfolglos kontrolliert. Somit verbleiben in diesem Bezugsraum die Metapopulationen der Adelegg sowie das vorwiegend auf bayerischer Seite befindliche Vorkommen im Unteren Illertal. Die Nachweise aus dem Südteil der Oberen Gäue werden ebenfalls stetig spärlicher und individuenärmer, sodass auch in dieser Region mit weiteren Rückgängen zu rechnen ist. Allein in den Hochlagen der mittleren und westlichen Schwäbischen Alb und im Südschwarzwald ist *E. ligea* aktuell noch weit verbreitet und regelmäßig (Schwäbische Alb) bis häufig (Südschwarzwald) anzutreffen. Die Verbreitungslücken in diesen Regionen sind zumeist auf Kartierungslücken zurückzuführen, die auf der Westalb auch durch die schlechte Zugänglichkeit des Truppenübungsplatzes bei Meßstetten (MTB 7819 und 7820) entstanden sind.

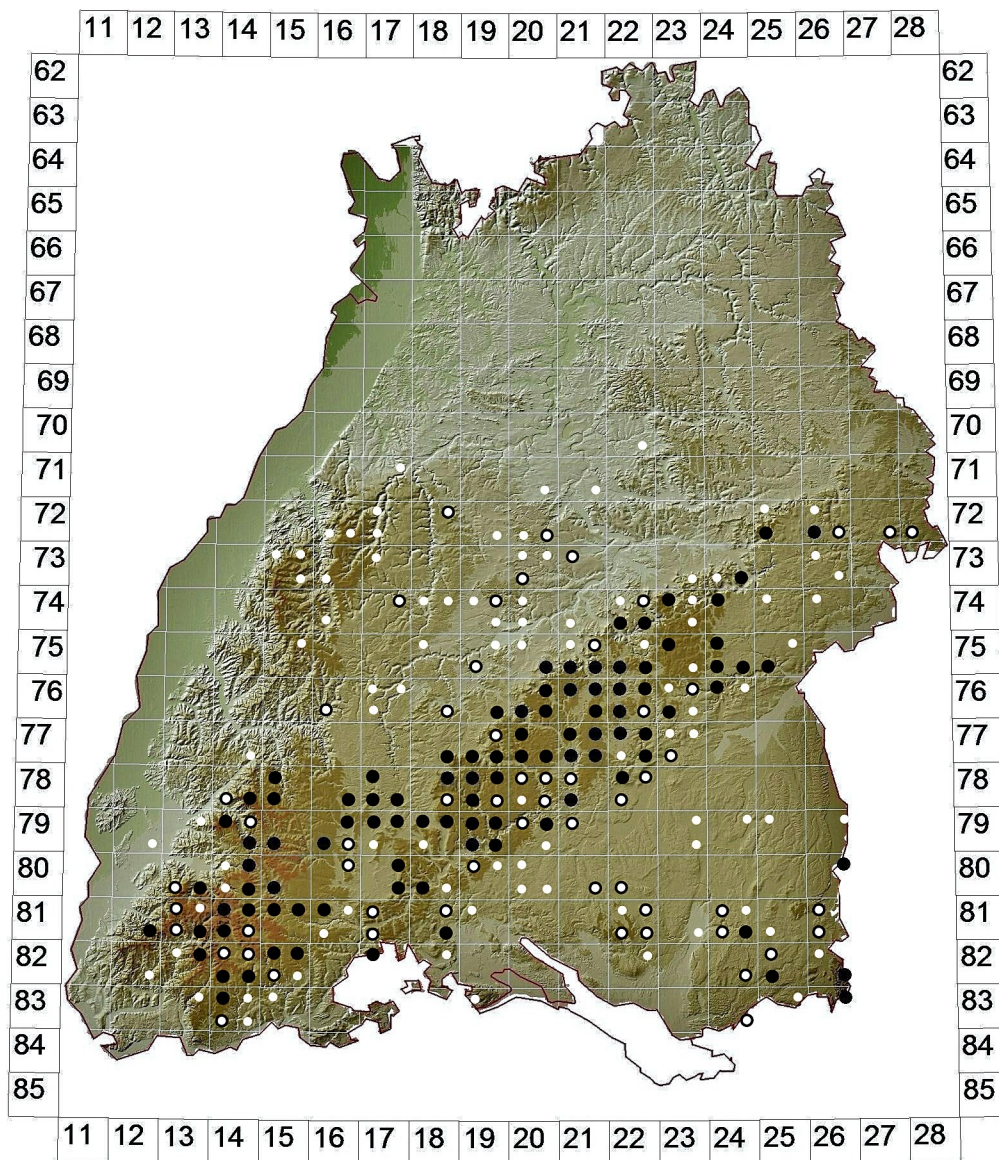


Abb. 4.63: Rezente Verbreitung von *E. ligea* in Baden-Württemberg. Schwarze Punkte: Nachweise nach 2000; schwarz gerandete Punkte: Nachweise nach 1980; weiße Punkte: Nachweise vor 1980. Quellen: Eigenes Datenarchiv, mehrheitlich Nachweise des Naturkundemuseums Karlsruhe.

4.3.4 Metapopulationsstrukturen und Habitatansprüche von *E. ligea* in Baden-Württemberg (Hypothesen 2, 3, 5)

E. ligea ist aktuell nur noch in drei Großräumen Baden-Württembergs anzutreffen. Die besten Populationen befinden sich im südlichen Schwarzwald, der bei nur stichprobenhaften Begehungen den höchsten Besiedlungsgrad von etwa 43 % aufweist. Auch auf der Schwäbischen Alb ist die Art noch weit verbreitet, jedoch deutlich weniger stetig als etwa *E. aethiops*. Auf der östlichen Albhochfläche ist *E. ligea* dagegen mittlerweile selten geworden. In Oberschwaben existieren nur noch auf der Adelegg zusammenhängende Populationen. Im Unteren Illertal ist *E. ligea* fast komplett auf ein Waldgebiet auf bayerischem Gebiet beschränkt. Im restlichen Oberschwaben muss die Art aktuell als ausgestorben gelten. Ebenso gelangen keinerlei Nachweise in den ehemaligen Verbreitungsgebieten im Albvorland und in den Oberen Gäuen, wobei der Untersuchungsschwerpunkt in den Oberen Gäuen auf dem Nordteil (Heckengäu) lag.

Von *E. ligea* besiedelte Habitate unterscheiden sich in zahlreichen Parametern von unbesiedelten (Tab. 4.161).

Geographie und Klima: Besiedelte Habitate liegen in größerer Höhenlage und sind signifikant kürzerer potentieller Besonnungsdauer ausgesetzt als unbesiedelte.

Mikrohabitat: Die Mikrohabitate besiedelter Habitate weisen signifikant geringere Krautschicht-Höhen sowie geringere Deckungsgrade von niedrigen Strauchschichten und der Streuschicht auf. Signifikant erhöht sind dagegen die Deckungsgrade höherer Baumschichten sowie der Kraut- und Moosschichten. Die Vorkommen der (potentiellen) Wirtspflanzen aus den Gattungen *Carex* und *Luzula* sind in besiedelten Habitaten signifikant erhöht, die von *Calamagrostis epigejos*, *Brachypodium sylvaticum* und *Molinia* spp. signifikant verringert.

Tab. 4.161: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 426)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	796 \pm 140	573 \pm 138	2324,5	***
Flächengröße [ha]	14,16 \pm 25,5	10,74 \pm 25,1	9594,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,29 \pm 0,5	1,27 \pm 0,7	9236,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	116 \pm 11	100 \pm 111	9008,0	n.s.
Inklination [°]	11,02 \pm 10,5	10,58 \pm 12,1	9164,5	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	7,1 \pm 1	7,7 \pm 1	7469,0	**
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	42,64 \pm 11,0	54,09 \pm 25,2	7302,5	**
Baumschicht 1 Deckung [%]	26,30 \pm 25,2	15,76 \pm 21,3	7285,0	**
Baumschicht 2 Deckung [%]	9,42 \pm 14,9	11,54 \pm 17,7	9385,0	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	7,90 \pm 8,3	7,77 \pm 11,0	8909,0	n.s.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 426)		
Strauchschicht 2 Deckung [%]	10,54 \pm 8,3	10,38 \pm 10,9	9156,5	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	7,61 \pm 10,1	14,14 \pm 14,8	7213,5	**
Krautschicht Deckung [%]	82,86 \pm 8,8	78,14 \pm 12,9	8012,0	*
Moosschicht Deckung [%]	60,76 \pm 22,6	40,52 \pm 32,1	6001,0	***
Streuschicht Deckung [%]	41,59 \pm 31,1	51,21 \pm 30,9	7963,0	*
Offenboden Deckung [%]	4,02 \pm 4,5	6,36 \pm 9,2	9334,5	n.s.
Rohboden Deckung [%]	3,59 \pm 4,5	5,52 \pm 8,9	9421,5	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,07 \pm 0,3	0,12 \pm 0,8	9680,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0,11 \pm 0,7	0,25 \pm 1,4	9642,5	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0,25 \pm 1,4	9476,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0,25 \pm 1,2	0,18 \pm 0,9	9797,5	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	13,54 \pm 17,0	12,01 \pm 18,3	9138,0	n.s.
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	1,46 \pm 4,8	7,21 \pm 13,8	6852,5	***
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	2,18 \pm 6,2	5,46 \pm 11,4	7879,0	*
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	0,83 \pm 2,8	4,72 \pm 13,2	8216,0	*
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	1,39 \pm 2,0	0,93 \pm 5,0	6039,0	***
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	5,14 \pm 9,5	0,14 \pm 1,5	5886,0	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten bestehen außerdem im Habitattyp und in der Nutzung (Tab. 4.162). Demnach ist *E. ligea* bevorzugt an äußeren Waldrändern und in lichten Laubmischwäldern anzutreffen, während Sukzessionsflächen selten besiedelt werden. Außerdem besteht eine leichte Bevorzugung schafbeweideter Habitate.

Tab. 4.162: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten bestehen im Habitattyp.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							0	9	n.s.
N	2	4,35	-0,8	34	7,96	0,3			n.s.
NO	0	0	-0,9	9	2,11	0,3			n.s.
O	3	6,52	0,3	23	5,39	-0,1			n.s.
SO	3	6,52	0,2	25	5,85	-0,1			n.s.
S	9	19,57	0,5	70	16,39	-0,2			n.s.
SW	3	6,52	0,2	24	5,62	-0,1			n.s.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
W	6	13,04	1,6	27	6,32	-0,5			n.s.
NW	2	4,35	0,5	12	2,81	-0,2			n.s.
eben	16	34,78	-0,9	190	44,50	0,3			n.s.
Kuppe	2	4,35	0,4	13	3,04	-0,1			n.s.
Habitattyp							0	9	***
Streuwiesenbrachen	1	2,17	-0,6	17	3,99	0,2			n.s.
Halbtrockenrasen	0	0	-0,8	6	1,41	0,3			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	8	17,39	0,8	55	12,91	-0,2			n.s.
Äußere Waldränder	13	28,26	4,9	38	8,92	-1,6			sig.
Innere Waldränder	5	10,87	0,5	17	3,99	-0,2			n.s.
Sukzessionsflächen	8	17,39	-3,4	227	53,28	1,1			sig.
Lichte Kiefernwälder	1	2,17	-1,7	46	10,8	0,5			n.s.
Laubmischwälder	10	21,74	4,7	16	3,76	-1,5			sig.
Feuchtwälder	0	0	-0,5	3	0,70	0,2			n.s.
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-0,3	1	0,23	0,1			n.s.
Nutzung							0	5	*
Brache	36	78,26	-0,5	367	86,15	0,1			n.s.
Schafweide	9	19,57	2,4	34	7,98	-0,8			sig.
Pferde-/Kuhweide	1	2,17	0,3	7	1,64	-0,1			n.s.
Mahd 1	0	0	-1,4	21	4,93	0,5			n.s.
Mahd 2	0	0	-0,4	2	0,47	0,1			n.s.

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Für *E. ligea* wurden, analog zu *E. aethiops*, in den Jahren 2009 bis 2012 insgesamt 473 Habitate in neun Großräumen Baden-Württembergs untersucht. Der Großteil der Aufnahmen (88 %) erfolgte dabei in den Bezugsräumen „Albvorland“, „Obere Gäue“, „Schwäbische Alb“ und „Oberschwaben“. Im Schwarzwald wurden nur Stichproben in geeignet erscheinenden Habitaten erhoben.

Insgesamt konnten 46 Vorkommen von *E. ligea* in Baden-Württemberg nachgewiesen werden. Dies entspricht einem Besiedlungsgrad von etwa 10 % der untersuchten Habitate (vgl. auch Tab. 4.163). *E. ligea* ist damit die seltenste der drei untersuchten Arten in Baden-Württemberg.

Tab. 4.163: Untersuchte und besiedelte Habitate von *E. ligea* in den Großräumen Baden-Württembergs. Für die nur stichprobenhaft untersuchten Naturräume wurde kein Besiedlungsgrad (k. A.) errechnet, da dieser aufgrund des geringen Stichprobenumfangs und der Auswahl der untersuchten Habitate (ehemalige Fundorte) nicht repräsentativ wäre.

Großraum	Nachgewiesene Vorkommen	Untersuchte Habitate	Besiedlungsgrad [%]
Albvorland	0	95	0
Keuperwaldberge*	0	4	k. A.
Kocher-Jagst-Region*	0	3	k. A.
Oberrheinebene*	0	9	k. A.
Obere Gäue	0	76	0
Oberschwaben	11	95	11,58
Schwäbische Alb	26	149	17,45
Schwarzwald	9	21	42,86
Tauberland*	0	21	k. A.

Legende: * = Keine Nachweise aufgrund von historischer Verbreitung zu erwarten. Die Anzahl der untersuchten Habitate (Albvorland: 95, Obere Gäue: 76, Oberschwaben: 95, Schwäbische Alb: 149, Schwarzwald: 21) gilt auch für alle folgenden Tabellen.

Die Individuenzahlen in den verschiedenen Bezugsräumen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tab. 4.164). Generell sind die Vorkommen in Oberschwaben (Adelegg, Unteres Illertal) am individuenreichsten. Eher individuenarm sind die Populationen der Schwäbischen Alb.

Tab. 4.164: Durchschnittliche Individuenzahlen in den Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD
Oberschwaben	8,18 ^a \pm 14,4
Schwäbische Alb	2,58 ^a \pm 2,3
Schwarzwald	3,22 ^a \pm 2,1

Legende: Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (oneway, [df: 4], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. n = 46.

Wie schon für die anderen beiden Arten wird im Folgenden auch für *E. ligea* auf die in den 473 Habitaten aufgenommenen Parameter eingegangen.

4.3.4.1 Höhenlage

E. ligea kommt in Baden-Württemberg aktuell nur noch in Höhenlagen ab etwa 580 m NN vor. Im Schwarzwald konnte die Art bis etwa 1260 m NN nachgewiesen werden, sie kommt aber auch noch in den höchsten Lagen des Feldbergs vor (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b).

Die am tiefsten gelegenen Fundorte existieren im baden-württembergisch-bayerischen Grenzgebiet im Unteren Illertal auf etwa 580 m NN. Auch auf der östlichen Albhochfläche sind Vorkommen unterhalb von 600 m NN bekannt. Im Schwarzwald konnte *E. ligea* dagegen erst ab 675 m NN nachgewiesen werden. Auf der Adelegg fliegt die Art ab etwa 770 m NN bis in Höhen von mehr als 1000 m NN.

Alle untersuchten Habitate lassen sich in vier signifikant unterscheidbare Gruppen einteilen (Tab. 4.165).

Demnach liegen die *Patches* im Albvorland am tiefsten, gefolgt von den Oberen Gäuen und Oberschwaben. Etwa auf gleicher Höhe liegen die untersuchten Habitate auf der Schwäbischen Alb und im Schwarzwald. Ein deutlich anderes Bild zeigt sich für die besiedelten Flächen. Hier liegen die Fundorte auf der Schwäbischen Alb signifikant tiefer als im Schwarzwald, während Oberschwaben eine Mittelstellung einnimmt.

Im Schwarzwald und in Oberschwaben liegen besiedelte *Patches* signifikant höher als unbesiedelte.

Tab. 4.165: Höhenlagen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	478 ^a \pm 60	-	478 \pm 60	-	-
Obere Gäue	533 ^b \pm 56	-	533 \pm 56	-	-
Oberschwaben	635 ^c \pm 101	837 ^{a, b} \pm 154	609 \pm 51	127,5	***
Schwäbische Alb	726 ^d \pm 74	738 ^a \pm 69	724 \pm 75	1434,0	n.s.
Schwarzwald	707 ^d \pm 240	915 ^b \pm 190	550 \pm 128	6,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.2 Habitate

Für *E. ligea* wurden die selben potentiell besiedelbaren Habitattypen wie für *E. aethiops* definiert (vgl. 3.3). In sieben der zehn Habitattypen konnte die Art nachgewiesen werden (Tab. 4.166). Den höchsten Besiedlungsgrad und die zweitmeisten Vorkommen weisen lichte Laubmischwälder (Habitattyp 8) auf, in denen *E. ligea* vor allem in Oberschwaben verbreitet ist. Die meisten Vorkommen konnten an äußeren Waldsäumen (Habitattyp 4) nachgewiesen werden, was die enge Bindung der Art an Waldhabitate belegt. Daneben tritt *E. ligea* auch regelmäßig an inneren Waldrändern (Habitattyp 5) und in versäumten Halbtrockenrasen (Habitattyp 3) auf. Nur wenige Nachweise existieren dagegen von Streuwiesenbrachen (Habitattyp 1), Sturmwurfflächen (Habitattyp 6) und lichten Kiefernwäldern (Habitattyp 7). In den nur selten in die Untersuchungen einbezogenen offenen Halbtrockenrasen (Habitattyp 2), grundwassernahen (Habitattyp 9) und traditionell genutzten Wäldern (Habitattyp 10) trat *E. ligea* nicht auf.

Tab. 4.166: Untersuchte Habitattypen und Besiedlungsgrad von *E. ligea*.

Habitattyp	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nachgewiesene Vorkommen	1	0	8	13	5	8	1	10	0	0
Gesamtzahl untersuchter Habitate	18	6	63	51	22	235	47	26	3	1
Besiedlungsgrad [%]	5,56	0	12,70	25,49	22,73	3,40	2,13	38,46	0	0

Legende: Habitattyp 1 = Streuwiesenbrachen/*Molinia*-Brachen im Wald, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = äußere Waldränder, 5 = innere Waldränder, 6 = Sukzessionsflächen, 7 = lichte Kiefernwälder, 8 = Laubmischwälder, 9 = Moor-, Sumpf-, Au- und Bruchwälder, 10 = Nieder- und Mittelwälder.

Im Albvorland konnte *E. ligea* in den untersuchten Habitattypen, die auch ehemalige Fundorte (vor allem im Schönbuch) beinhalteten, nicht mehr nachgewiesen werden. Die Art kam dort primär in tief eingeschnittenen, feucht-kühlen Tälern vor, die je nach Ausprägung als „innere Waldränder“ oder „lichte Laubmischwälder“ gewertet wurden (Tab. 4.167).

Auch in den Oberen Gäuen konnten keine Nachweise von *E. ligea* mehr erbracht werden. Die ehemaligen Fundorte sind den Habitattypen „versaumte Halbtrockenrasen“ sowie „lichte Laubmischwälder“ zuzuordnen.

In Oberschwaben werden auf der Adelegg die mehr oder weniger lichten Tobelwälder, die als Laubmischwälder zu werten sind, stetig besiedelt. Auch im Unteren Illertal sind es lichte Laubwälder, die *E. ligea* Lebensraum bieten. Bei den mittlerweile verwaisten Habitaten im Altdorfer Wald und im Argental bei Wangen i. A. handelt es sich meist ebenfalls um grundwassernahe, luftfeuchte Laubmischwälder.

Auf der Schwäbischen Alb tritt die Art bevorzugt an inneren und äußeren Waldsäumen sowie auf versaumten Halbtrockenrasen auf. Seltener konnte sie auf den zahlreichen Sturmwurfflächen nachgewiesen werden. In den von *E. aethiops* gut besiedelten lichten Kiefernwäldern ist *E. ligea* nur selten anzutreffen. Prinzipiell nutzt die Art auf der Schwäbischen Alb ähnliche Habitatkomplexe wie *E. aethiops*, jedoch mit einer größeren Bindung zum Waldesinnern.

Im Schwarzwald wurde *E. ligea* primär an äußeren Waldsäumen nachgewiesen, sie fliegt hier jedoch auch innerhalb der Wälder entlang von breiten Waldwegen und auf weiteren Offenflächen im Wald.

Tab. 4.167: Untersuchte Habitattypen, unterteilt nach Bezugsräumen. Der jeweils erste Wert gibt die von *E. ligea* besiedelte Anzahl der Habitate an, der zweite Wert die Anzahl der unbesiedelten Habitate.

Bezugsraum	Habitattyp	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Albvorland		0/7	0/0	0/2	0/3	0/6	0/67	0/9	0/2	0/0	0/0
Obere Gäue		0/0	0/1	0/14	0/7	0/0	0/41	0/10	0/2	0/0	0/0
Oberschwaben		0/10	0/0	0/5	0/1	1/8	1/47	0/4	9/17	0/3	0/0
Schwäbische Alb		0/0	0/2	8/33	6/24	3/6	7/65	1/10	1/2	0/0	0/0
Schwarzwald		1/1	0/1	0/0	7/8	1/5	0/9	0/0	0/0	0/0	0/0

Legende: Habitattyp 1 = Streuwiesenbrachen/*Molinia*-Brachen im Wald, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = äußere Waldränder, 5 = innere Waldränder, 6 = Sukzessionsflächen, 7 = lichte Kiefernwälder, 8 = Laubmischwälder, 9 = Moor-, Sumpf-, Au- und Bruchwälder, 10 = Nieder- und Mittelwälder.

4.3.4.3 Flächengröße

Die für *E. ligea* untersuchten Habitate sind durchschnittlich 11,07 ha groß.

Besiedelte Habitate sind dabei durchschnittlich signifikant größer als unbesiedelte (Tab. 4.168).

Tab. 4.168: Flächengrößen von *E. ligea* besiedelter und unbesiedelter Habitate.

	Flächengröße [ha] ± SD	min. Flächengröße [ha]	max. Flächengröße [ha]
Besiedelt	14,16 ^a ± 25,5	0,24	132,05
Unbesiedelt	10,74 ^b ± 25,1	0,15	385,05

Legende: Hochgestellte Buchstaben geben mögliche signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten nach Mann-Whitney U Test an. Details sind in Tab. 3.3.1 nachzulesen.

Die kleinsten von *E. ligea* dauerhaft besiedelten Habitate befinden sich im Schwarzwald und besitzen eine Flächengröße von etwa 0,2 bis 0,3 ha, stehen allerdings über äußere Waldsäume meist in Kontakt zu anderen Habitaten. Völlig isoliert liegt dagegen ein 1,44 ha großes Vorkommen auf der Schwäbischen Alb auf dem Roßberg (MTB 7520), das allerdings in den Jahren 2010 und 2011 nicht mehr bestätigt werden konnte.

Generell stehen die von *E. ligea* besiedelten Habitate im Schwarzwald, auf der Schwäbischen Alb und auf der Adelegg über innere und äußere Waldränder oder über Waldwege miteinander in Verbindung, sodass hier häufig von größeren Habitatkomplexen gesprochen werden muss. Dies legt den Schluss nahe, dass *E. ligea* von der Ausbildung von Metapopulationen in derartigen Lebensraumkomplexen abhängig ist. Allein das 132,05 ha große Waldgebiet im Unteren Illertal kann als in sich geschlossenes System gelten.

Untersuchte Habitate im Albvorland sind signifikant kleiner als im Schwarzwald (Tab. 4.169). Zwischen den besiedelten Flächen lassen sich keine signifikanten Unterschiede in der Habitatgröße nachweisen. Unbesiedelte Habitate im Schwarzwald sind durchschnittlich signifikant größer als besiedelte. Dies ist einem großflächigen Habitatkomplex im Nordschwarzwald (Kaltenbronn) geschuldet, der den Durchschnittswert unbesiedelter Habitate aufgrund der geringen Stichprobenzahl in diesem Bezugsraum stark erhöht. Auf der Schwäbischen Alb sind dagegen besiedelte *Patches* signifikant größer als unbesiedelte. Wie bereits erwähnt, ist *E. ligea* eine Art, die keinesfalls kleinflächige, abgeschlossene *Patches* besiedeln kann, sondern auf großflächige Habitatkomplexe und -verbunde angewiesen ist.

Tab. 4.169: Flächengrößen untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	5,88 ^a \pm 15,7	-	5,88 \pm 15,7	-	-
Obere Gäue	11,58 ^{a, b} \pm 16,3	-	11,58 \pm 16,3	-	-
Oberschwaben	15,11 ^{a, b} \pm 30,2	15,44 ^a \pm 38,8	15,08 \pm 29,1	350,0	n.s.
Schwäbische Alb	9,70 ^{a, b} \pm 14,8	18,04 ^a \pm 22,3	7,94 \pm 12,1	1135,0	*
Schwarzwald	21,72 ^b \pm 77,5	1,39 ^a \pm 1,5	36,97 \pm 101,6	10,0	**

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [*]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.4 Konnektivität

Besiedelte Habitate sind generell etwas schlechter verknüpft als unbesiedelte, dieser Unterschied ist jedoch nicht als signifikant zu werten (Tab. 4.170). Die minimale durchschnittliche Entfernung zu den drei nächstgelegenen besiedelten *Patches* liegt bei 0,58 km, die größte bei 3,22 km. Generell sind die von *E. ligea* besiedelten Habitate etwas besser verknüpft als die von *E. aethiops* besiedelten.

Tab. 4.170: Konnektivität in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

	Konnektivität [km] ± SD	max. Konnektivität [km]	min. Konnektivität [km]
Besiedelt	1,29 ^a ± 0,5	0,58	3,22
Unbesiedelt	1,27 ^a ± 0,7	0,25	3,75

Legende: Hochgestellte Buchstaben geben mögliche signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten nach Mann-Whitney U Test an. Details sind in Tab. 3.3.1 nachzulesen.

Untersuchte Habitats im Albvorland sind signifikant besser verknüpft als in Oberschwaben (Tab. 4.171). Zwischen besiedelten Flächen bestehen keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Bezugsräume. Allgemein ist die Konnektivität auf der Schwäbischen Alb am höchsten, hierauf folgt der Schwarzwald, während in Oberschwaben die Habitats wiederum eher schlecht verknüpft sind. In diesem Bezugsraum sind besiedelte Habitats schlechter verknüpft als unbesiedelte, was vor allem auf die isolierte Lage des Lebensraums im Unteren Illertal zurückzuführen ist, während die Konnektivität auf der Adelegg deutlich höher ist. Auf der Schwäbischen Alb sind besiedelte und unbesiedelte Habitats exakt gleich gut verknüpft. Im Schwarzwald ist die Konnektivität besiedelter Habitats nicht signifikant höher, vor allem im Südschwarzwald liegen die häufig eher kleinräumigen besiedelten *Patches* eng beieinander und sind häufig über Korridore (Waldwege, Waldsäume) miteinander verbunden.

Tab. 4.171: Konnektivität untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt ± SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	0,98 ^a ± 0,6	-	0,98 ± 0,6	-	-
Obere Gäue	1,44 ^b ± 0,6	-	1,44 ± 0,6	-	-
Oberschwaben	1,42 ^b ± 0,7	1,59 ^a ± 0,9	1,40 ± 0,7	404,5	n.s.
Schwäbische Alb	1,20 ^{a, b} ± 0,5	1,20 ^a ± 0,4	1,20 ± 0,5	1472,5	n.s.
Schwarzwald	1,34 ^{a, b} ± 0,5	1,17 ^a ± 0,2	1,47 ± 0,7	37,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * P ≤ 0,05, ** P ≤ 0,01, *** P ≤ 0,001, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.5 Exposition

Für *E. ligea* wurden alle in Frage kommenden Expositionen untersucht (Tab. 4.172). Die Art konnte in allen Expositionen nachgewiesen werden. Eine klare Präferenz einer bestimmten Exposition ist nicht nachweisbar. Die meisten besiedelten Habitats liegen eben, den höchsten Besiedlungsgrad besitzen ostexponierte Flächen.

Tab. 4.172: Exposition der von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitate.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe
Besiedelt	2	1	5	3	9	3	4	1	16	2
Unbesiedelt	33	9	23	25	71	23	37	13	190	13
Besiedlungsgrad [%]	5,71	10,00	17,86	10,71	11,25	12,00	9,76	7,14	7,77	13,33

Die weite Streuung besiedelter Habitate wird in Abb. 4.64 verdeutlicht.

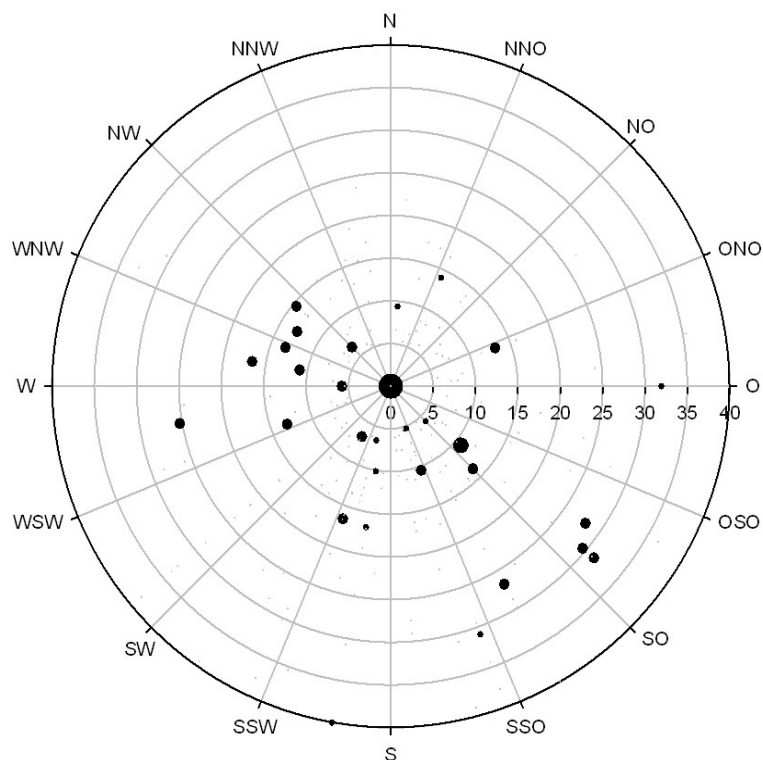


Abb. 4.64: Exposition und Inklination der von *E. ligea* besiedelten Habitate.

Legende: Kleine Punkte = Einzelnachweis, mittelgroße Punkte: 2-5 Individuen, große Punkte: > 5 Individuen.

In Oberschwaben kommt *E. ligea* vornehmlich auf ebenen oder ostexponierten Flächen vor (Tab. 4.173). Viele der Tobel der Adelegg verfügen über eine (leichte) Ostexposition. Die besiedelten Habitate im Unteren Illertal liegen dagegen eben. Auf der Schwäbischen Alb ist die Art auch vermehrt in südexponierten Habitaten anzutreffen, die sie sonst weitgehend meidet. Im Schwarzwald ist keine klare Präferenz zu erkennen.

Tab. 4.173: Exposition von *E. ligea* besiedelter und unbesiedelter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe
Naturraum										
Albvorland	0/13	0/1	0/7	0/4	0/10	0/0	0/6	0/4	0/49	0/1
Obere Gäue	0/2	0/1	1/3	0/2	0/15	0/6	0/9	0/2	0/33	0/3
Oberschwaben	0/4	1/3	3/7	0/1	1/11	0/2	0/5	0/2	6/59	0/1
Schwäbische Alb	1/12	0/3	1/8	2/12	6/29	3/12	2/9	1/6	8/48	2/10
Schwarzwald	1/3	0/0	1/1	1/2	2/5	0/1	2/2	0/0	2/7	0/0

Von 40 ehemals besiedelten, aktuell definitiv erloschenen Vorkommen wurde der Anteil der Südexpositionen errechnet (Tab. 4.174). Dieser liegt bei 10 % und damit etwas niedriger als derjenige aktuell besiedelter Habitate in Südexposition (11 %). Besiedelte Südexpositionen sind also im Falle von *E. ligea* nicht signifikant im Rückgang begriffen. In den Alpen zeigt *E. ligea* eine deutliche Vorliebe für südliche Expositionen (SONDEREGGER 2005). Dies trifft sicherlich auf weite, tiefer liegende Bereiche Mitteleuropas nicht zu. Dagegen liegt der Anteil ehemals besiedelter, ebener Flächen bei 53 %. Dies weist auf eine Präferenz von *E. ligea* für kaum hanggeneigte Habitate hin, die in Tab. 4.172 durch den hohen Anteil unbesiedelter und eben gelegener (Sturmwurf-)Flächen nicht deutlich wird. Diese Bevorzugung ebener Habitate lässt sich durch die häufige Besiedlung kühl-feuchter Talsohlen und -einschnitte innerhalb der Wälder erklären. Im Gegensatz zu *E. aethiops* und *E. medusa* sind für *E. ligea* auch einige Habitate von der Schwäbischen Alb bekannt, die ehemals besiedelt wurden, aktuell jedoch verwaist sind. Diese Habitate liegen fast ausschließlich am Albtrauf und weisen auf einen Rückgang der Art in dieser Grenzregion hin.

Tab. 4.174: Expositionen der von *E. ligea* ehemals besiedelten, aktuell erloschenen Habitate.

Exposition	N	NO	O	SO	S	SW	W	NW	eben	Kuppe	Anteil [%]
Naturraum											
Albvorland	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	22,50
Obere Gäue	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	7,50
Oberschwaben	2	0	0	0	1	1	0	1	8	0	32,50
Schwäbische Alb	1	0	0	2	3	1	2	0	0	3	30,00
Schwarzwald	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	5,00
Anteil [%]	7,50	0	0	5,00	10,00	5,00	7,50	2,50	52,50	7,50	

4.3.4.6 Inklination

Von *E. ligea* besiedelte Habitate sind durchschnittlich etwas mehr hanggeneigt als unbesiedelte (Tab. 4.175). Im Vergleich zu *E. aethiops* sind die Flächen allerdings deutlich weniger steil. Die Inklination besiedelter Habitate reicht von 0,46 ° bis zu 40 °.

Tab.4. 175: Inklination der von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitate.

	Inklination [°] ± SD	min. Inklination [°]	max. Inklination [°]
Besiedelt	11,02 ^a ± 10,5	0,46	40,00
Unbesiedelt	10,58 ^a ± 12,1	0	68,25

Legende: Hochgestellte Buchstaben geben mögliche signifikante Unterschiede zwischen den Mittelwerten nach Mann-Whitney U Test an. Details sind in Tab. 3.3.1 nachzulesen.

Im Hinblick auf alle Habitate können die Bezugsräume in drei signifikant unterscheidbare Gruppen unterteilt werden (Tab. 4.176). Hierbei ist Oberschwaben signifikant flacher als die Oberen Gäue und der Schwarzwald, während das Albvorland und die Schwäbische Alb eine Mittelstellung einnehmen. Besiedelte Habitate weisen dagegen keine signifikanten Unterschiede in der Inklination auf. Auch zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* bestehen in allen Bezugsräumen keine signifikanten Unterschiede.

Tab. 4.176: Inklination untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt ± SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	6,17 ^{a, b} ± 6,0	-	6,17 ± 6,0	-	-
Obere Gäue	13,71 ^c ± 14,4	-	13,71 ± 14,4	-	-
Oberschwaben	5,66 ^a ± 7,5	8,67 ^a ± 9,8	5,26 ± 7,2	356,0	n.s.
Schwäbische Alb	12,47 ^{b, c} ± 12,2	12,18 ^a ± 11,3	12,53 ± 12,4	1550,0	n.s.
Schwarzwald	14,18 ^c ± 14,9	10,54 ^a ± 9,1	16,91 ± 17,9	53,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * P ≤ 0,05, ** P ≤ 0,01, *** P ≤ 0,001, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.7 Nutzung

Legt man ausschließlich den Besiedlungsgrad zugrunde, entsteht der Eindruck, dass *E. ligea* schafbeweidete Habitate bevorzugt (Tab. 4.177). Jedoch liegen zahlreiche unbesiedelte Brachen in Bezugsräumen (Albvorland, Obere Gäue), in denen die Art längst verschwunden ist. Deshalb ist die absolute Anzahl besiedelter Habitate in diesem Fall aussagekräftiger. *E. ligea* ist also vornehmlich in ungenutzten (bis auf gelegentlichen Holzaustrag) Habitaten anzutreffen, kommt jedoch auch regelmäßig auf schafbeweideten Flächen vor. Wie auch bei *E. aethiops* spielen Wiesen sowie Pferde- und Kuhweiden keine Rolle. Das in diesem Fall von Pferden beweidete, besiedelte Habitat wurde wahrscheinlich zur Nektaraufnahme genutzt.

Tab. 4.177: Nutzungstypen auf von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

Nutzung	Brache	Schafweide	Pferde-/Kuhweide	Mahd 1	Mahd 2
Besiedelt	36	9	1	0	0
Unbesiedelt	367	34	7	21	2
Besiedlungsgrad [%]	8,93	20,93	14,29	0	0

In Oberschwaben und im Schwarzwald besiedelt *E. ligea* ausschließlich Brachen bzw. Waldhabitats mit gelegentlichem Holzaustrag und Mulchmahd entlang der Wegränder (Tab. 4.178). Auf der Schwäbischen Alb treten dagegen neben Brachen auch Schafweiden in Erscheinung. Häufig werden hier allerdings nur die sehr extensiv beweideten, äußeren Saumbereiche genutzt. Die Reproduktion findet mit Sicherheit nicht auf den schafbeweideten Wacholderheiden statt.

Tab. 4.178: Nutzungstypen in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Nutzung	Brache	Schafweide	Pferde-/Kuhweide	Mahd 1	Mahd 2
Naturraum					
Albvorland	0/91	0/0	0/2	0/2	0/0
Obere Gäue	0/62	0/12	0/1	0/0	0/1
Oberschwaben	11/89	0/0	0/1	0/5	0/0
Schwäbische Alb	16/113	9/29	1/4	0/3	0/0
Schwarzwald	9/19	0/0	0/0	0/2	0/0

4.3.4.8 Nektarpflanzenhäufigkeit

Wie auch *E. aethiops* tritt *E. ligea* in Habitats auf, in denen Nektarpflanzen sehr selten bis regelmäßig anzutreffen sind (Tab. 4.179). Diese sind also kein limitierender Faktor, die blütenpflanzenreichen Wiesen werden dagegen nur selten und ausschließlich zur Nektaraufnahme aufgesucht.

Tab. 4.179: Nektarpflanzenhäufigkeit in von *E. ligea* besiedelter und unbesiedelter Habitats.

Nektarpflanzenhäufigkeit	sehr selten	selten	regelmäßig	häufig	massenhaft
Besiedelt	7	16	22	1	0
Unbesiedelt	60	129	146	84	8
Besiedlungsgrad [%]	10,45	11,03	13,10	1,18	0

4.3.4.9 Höhe der Krautschicht

Im Albvorland und in Oberschwaben ist die Krautschicht signifikant höher als in den übrigen Bezugsräumen (Tab. 4.180). Zwischen den Bezugsräumen besiedelter Habitats bestehen keinerlei signifikante Unterschiede. Besiedelte Habitats in Oberschwaben verfügen über eine signifikant kürzere Krautschicht-Höhe als unbesiedelte.

Tab. 4180.: Höhe der Krautschicht untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	68,80 ^b \pm 29,1	-	68,80 \pm 29,1	-	-
Obere Gäue	44,71 ^a \pm 19,6	-	44,71 \pm 19,6	-	-
Oberschwaben	65,65 ^b \pm 27,4	38,18 ^a \pm 4,6	69,25 \pm 27,1	81,5	***
Schwäbische Alb	41,57 ^a \pm 13,3	43,78 ^a \pm 12,3	41,10 \pm 13,6	1349,5	n.s.
Schwarzwald	50,16 ^a \pm 16,4	43,89 ^a \pm 12,4	54,86 \pm 17,9	37,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.10 Deckungsgrade der Baumschichten

E. ligea besiedelt bevorzugt Habitats mit signifikant erhöhten Deckungsgraden höherer Baumschichten (Tab. 4.181). 28,3 % der besiedelten Habitats weisen allerdings keinerlei Anteile höherer Baumschichten auf, diese sind also keinesfalls bedingend für ein Vorkommen der Art. Wiederum etwa die Hälfte dieser Habitats (13,6 %) besitzt weder Anteile an höheren noch an niedrigen Baumschichten. Habitats mit einem Deckungsgrad der Baumschichten von mehr als 80 % werden von *E. ligea* nicht mehr besiedelt. Auch diese Art ist, wenn auch in viel geringerem Maße als *E. aethiops*, auf zumindest wechselschattige Verhältnisse angewiesen.

Hinsichtlich niedrigerer Baumschichten bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats.

Tab. 4.181: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) und niedrigerer Baumschichten (B2) in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitats. Es zeigen sich jeweils signifikante Unterschiede im Deckungsgrad höherer Baumschichten zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats.

	Deckungsgrad [%] \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt	Unbesiedelt		
B1	26,30 \pm 25,2	15,76 \pm 21,3	7285,0	**
B2	9,42 \pm 14,9	11,54 \pm 17,7	9385,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

In Bezug auf alle untersuchten *Patches* existieren keinerlei signifikante Unterschiede im Deckungsgrad höherer Baumschichten zwischen den Bezugsräumen (Tab. 4.182). Dagegen bestehen zwischen den einzelnen besiedelten Bezugsräumen signifikante Unterschiede hinsichtlich der Deckungsgrade. In Oberschwaben werden durchschnittlich Werte von mehr als 50 % erreicht, was vor allem auf die Vorkommen in den Tobeln der Adelegg zurückzuführen ist. Auch im Schwarzwald beträgt der Deckungsgrad höherer Baumschichten immerhin 32,8 %, die besiedelten Habitats liegen meist im Nahbereich zum Hochwald. Auf der Schwäbischen Alb dagegen spielen höhere Baumschichten eine signifikant geringere Rolle, *E. ligea* ist hier mehr an offenen Saumstrukturen und versaumten

Halbtrockenrasen orientiert.

Sowohl Oberschwaben als auch der Schwarzwald weisen signifikant erhöhte Deckungsgrade höherer Baumschichten in besiedelten Habitaten auf.

Tab. 4.182: Deckungsgrade höherer Baumschichten (B1) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	21,54 ^a \pm 14,3	-	21,54 \pm 14,3	-	-
Obere Gäue	13,93 ^a \pm 19,9	-	13,93 \pm 19,9	-	-
Oberschwaben	23,18 ^a \pm 27,3	50,91 ^b \pm 26,4	19,54 \pm 25,4	169,5	***
Schwäbische Alb	11,72 ^a \pm 17,4	13,65 ^a \pm 16,1	11,31 \pm 17,7	1434,0	n.s.
Schwarzwald	21,90 ^a \pm 21,0	32,78 ^{a,b} \pm 22,4	13,75 \pm 16,4	26,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

Die Deckungsgrade niedriger Baumschichten sind in den Bezugsräumen sehr ähnlich und weisen sowohl hinsichtlich aller untersuchten *Patches* als auch in Bezug auf besiedelte Flächen keine signifikanten Unterschiede auf (Tab. 4.183). Ebenfalls keine Unterschiede bestehen zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

Tab. 4.183: Deckungsgrade niedrigerer Baumschichten (B2) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	8,07 ^a \pm 14,3	-	8,07 \pm 14,3	-	-
Obere Gäue	15,24 ^a \pm 18,7	-	15,24 \pm 18,7	-	-
Oberschwaben	9,30 ^a \pm 14,0	9,55 ^a \pm 10,6	9,27 \pm 14,4	420,0	n.s.
Schwäbische Alb	13,37 ^a \pm 20,9	9,55 ^a \pm 17,1	14,17 \pm 21,6	1469,5	n.s.
Schwarzwald	16,83 ^a \pm 19,8	8,89 ^a \pm 13,9	22,78 \pm 21,9	32,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [**]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.11 Deckungsgrade der Strauchschichten

Zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten bestehen hinsichtlich niedriger und mittlerer Strauchschichten keine signifikanten Unterschiede (Tab. 4.184). Höhere Strauchschichten weisen jeweils Deckungsgrade von 7-8 % und mittlere Strauchschichten Deckungsgrade von etwa 10 % auf. Dagegen sind die Deckungsgrade niedriger Krautschichten in unbesiedelten Habitaten signifikant erhöht und weisen im Vergleich zu besiedelten einen um etwa 7 % höheren Anteil auf.

95,7 % der besiedelten Habitate verfügen über zumindest geringe Anteile an Strauchschichten. Strauchschichten sind damit, wie auch für *E. aethiops*, ein prägendes Element der *ligea*-Habitate. Summiert man alle Anteile der Baum- und Strauchschichten, ergibt sich für besiedelte (61,8 %) ein leicht erhöhter Flächenanteil im Vergleich zu unbesiedelten Habitaten (59,6 %). Dieser Wert unterstreicht die Bindung von *E. ligea* an Wald(saum)habitate.

Tab. 4.184: Deckungsgrade höherer (S1), mittlerer Baumschichten (S2) und niedriger (S3) Strauchschichten in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Nur in Bezug auf niedrige Strauchschichten zeigen sich signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

	Deckungsgrad [%] ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt	Unbesiedelt		
S1	7,90 ± 8,3	7,77 ± 11,0	8909,0	n.s.
S2	10,54 ± 8,3	10,38 ± 10,9	9156,5	n.s.
S3	7,61 ± 10,1	14,14 ± 14,8	7213,5	**

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Höhere Strauchschichten sind im Albvorland im Vergleich zum Schwarzwald signifikant reduziert (Tab. 4.185). In besiedelten Habitaten bestehen keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den Bezugsräumen. Auf der Schwäbischen Alb liegen die Werte etwas niedriger, da *E. ligea* hier häufig die jüngeren Sukzessionsstadien am Waldsaum besiedelt. Auch zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* existieren keine signifikanten Unterschiede.

Tab. 4.185: Deckungsgrade höherer Strauchschichten (S1) untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt ± SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	7,53 ^a ± 4,4	-	7,53 ± 4,4	-	-
Obere Gäue	10,58 ^{b, c} ± 13,3	-	10,58 ± 13,3	-	-
Oberschwaben	8,74 ^{a, b} ± 11,3	10,00 ^a ± 9,5	8,57 ± 11,6	405,0	n.s.
Schwäbische Alb	6,67 ^{a, b} ± 9,6	6,47 ^a ± 8,3	6,71 ± 9,9	1525,0	n.s.
Schwarzwald	14,21 ^c ± 13,5	9,44 ^a ± 6,4	17,78 ± 16,4	40,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

Mittlere Strauchschichten sind in Oberschwaben im Vergleich zum Schwarzwald signifikant reduziert (Tab. 4.186). Für besiedelte *Patches* ergeben sich allerdings keine signifikanten Unterschiede. In Oberschwaben verfügen besiedelte Habitate über signifikant erhöhte Anteile mittlerer Strauchschichten im Vergleich zu unbesiedelten. Das Gegenteil ist im Schwarzwald der Fall, wo mittlere Strauchschichten in unbesiedelten Habitaten deutlich häufiger sind.

Tab. 4.186: Deckungsgrade mittlerer Strauchschichten (S2) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	9,95 ^{a, b} \pm 11,0	-	9,95 \pm 11,0	-	-
Obere Gäue	13,33 ^{a, b} \pm 11,1	-	13,33 \pm 11,1	-	-
Oberschwaben	8,41 ^a \pm 10,3	12,73 ^a \pm 7,9	7,85 \pm 10,5	282,0	*
Schwäbische Alb	9,79 ^{a, b} \pm 8,9	11,14 ^a \pm 8,5	9,51 \pm 8,9	1388,0	n.s.
Schwarzwald	15,08 ^b \pm 19,7	6,11 ^a \pm 7,0	21,81 \pm 23,6	22,5	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [**]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

Niedrige Strauchschichten sind im Schwarzwald im Vergleich zu den Oberen Gäuen signifikant reduziert (Tab. 4.187). In besiedelten Habitats sind niedrige Strauchschichten auf der Schwäbischen Alb signifikant häufiger als im Schwarzwald. Dies hängt zum einen mit der stärkeren Bindung von *E. ligea* an Waldhabitats in Oberschwaben und im Schwarzwald zusammen, wo frühe Sukzessionsstadien seltener auftreten und zum anderen mit der Schafbeweidung auf der Schwäbischen Alb, die frühe Sukzessionsstadien begünstigt.

Zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* existieren in den einzelnen Bezugsräumen keine signifikanten Unterschiede.

Tab. 4.187: Deckungsgrade niedrigerer Strauchschichten (S3) untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	15,06 ^b \pm 15,0	-	15,06 \pm 15,0	-	-
Obere Gäue	17,84 ^b \pm 15,6	-	17,84 \pm 15,6	-	-
Oberschwaben	10,53 ^{a, b} \pm 15,1	3,18 ^{a, b} \pm 5,1	11,49 \pm 15,7	324,5	n.s.
Schwäbische Alb	14,71 ^{a, b} \pm 14,1	11,73 ^b \pm 11,4	15,34 \pm 14,5	1393,5	n.s.
Schwarzwald	6,27 ^a \pm 9,6	1,11 ^a \pm 2,2	10,14 \pm 11,3	29,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [**]; besiedelt: oneway [df: 2], [**]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.12 Deckungsgrad der Krautschicht

Von *E. ligea* besiedelte Habitats weisen im Vergleich zu unbesiedelten signifikant erhöhte Werte der Deckungsgrade der Krautschicht auf (Abb. 4.65). Alle besiedelten Habitats verfügen über Deckungsgrade der Krautschicht von mehr als 60 %. Von 52 untersuchten Habitats mit geringeren Deckungsgraden wurde keines besiedelt. 54,4 % der besiedelten Habitats weisen Deckungsgrade zwischen 60 und 80 % auf. Damit scheint *E. ligea* weniger auf deckende Krautschichten angewiesen zu sein als etwa *E. aethiops*.

oder *E. medusa*.

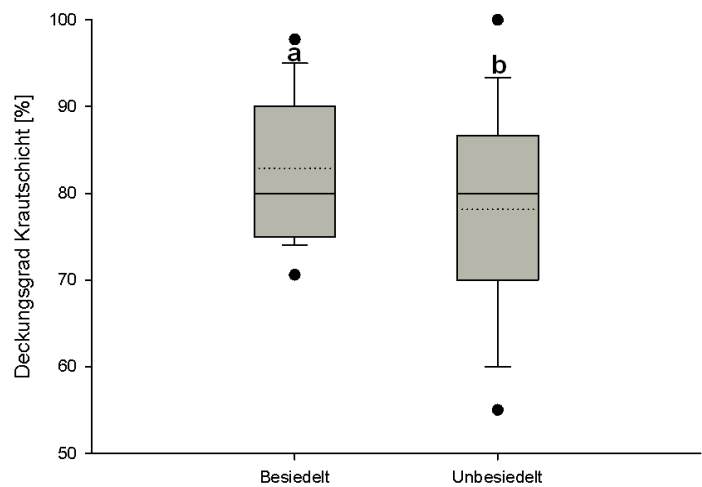


Abb. 4.65: Deckungsgrade der Krautschicht in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate verfügen über signifikant höhere Deckungsgrade als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Die Deckungsgrade der Krautschicht sind im Schwarzwald signifikant niedriger als in Oberschwaben (Tab. 4.188).

In besiedelten Habitaten sind sie dagegen in Oberschwaben leicht reduziert, was vor allem mit den krautschichtarmen Waldhabitaten auf der Adelegg zusammen hängt. Dagegen werden auf der Schwäbischen Alb leicht erhöhte Werte erreicht. Hier kommt *E. ligea* häufig syntop mit *E. aethiops* an den krautschicht- und streureichen Waldsäumen vor.

Sowohl auf der Schwäbischen Alb als auch im Schwarzwald verfügen besiedelte Habitate über signifikant höhere Deckungsgrade der Krautschicht als unbesiedelte.

Tab. 4.188: Deckungsgrade der Krautschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	77,52 ^{a, b} \pm 14,4	-	77,52 \pm 14,4	-	-
Obere Gäue	73,40 ^{a, b} \pm 12,6	-	73,40 \pm 12,6	-	-
Oberschwaben	81,26 ^c \pm 12,7	78,64 ^a \pm 7,5	81,61 \pm 13,2	375,0	n.s.
Schwäbische Alb	79,97 ^{b, c} \pm 10,3	84,87 ^a \pm 9,5	78,93 \pm 10,2	1109,5	*
Schwarzwald	72,62 ^a \pm 15,0	82,22 ^a \pm 6,7	65,42 \pm 15,7	17,5	**

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.13 Deckungsgrad der Moosschicht

Die Deckungsgrade der Moosschicht unterscheiden sich höchst signifikant zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten (Abb. 4.66). Während besiedelte Habitate einen durchschnittlichen Deckungsgrad von 60,8 % aufweisen, verfügen unbesiedelte nur über 40,5 % Deckungsgrad der Moosschicht. 56,5 % der besiedelten Habitate weisen Deckungsgrade von über 60 % auf. Die Moosschicht scheint damit auch (analog zu *E. aethiops*) im Mikrohabitat von *E. ligea* eine wichtige Rolle zu spielen.

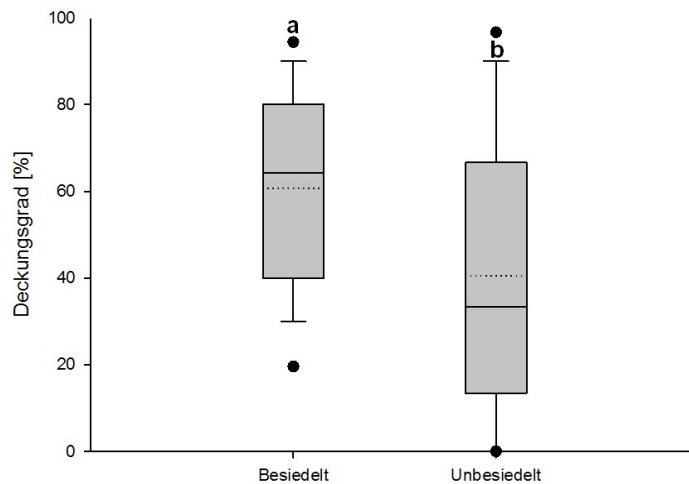


Abb. 4.66: Deckungsgrade der Moosschicht in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate verfügen über signifikant höhere Deckungsgrade als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Zwischen den Bezugsräumen existieren sowohl in Bezug auf alle als auch auf besiedelte Habitate keine signifikanten Unterschiede (Tab. 4.189). Vor allem im krautschichtarmen Oberschwaben sind die Deckungsgrade der Moosschicht in besiedelten Habitaten im Vergleich zu unbesiedelten signifikant erhöht. Auch im Schwarzwald weisen besiedelte Habitate signifikant höhere Deckungsgrade der Moosschicht auf.

Tab. 4.189: Deckungsgrade der Moosschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	38,04 ^a \pm 31,7	-	38,04 \pm 31,7	-	-
Obere Gäue	44,47 ^a \pm 33,2	-	44,47 \pm 33,2	-	-
Oberschwaben	38,63 ^a \pm 30,1	68,64 ^a \pm 17,9	34,70 \pm 29,1	154,5	***
Schwäbische Alb	49,05 ^a \pm 33,0	58,27 ^a \pm 23,0	47,10 \pm 34,5	1298,0	n.s.
Schwarzwald	43,41 ^a \pm 29,7	58,33 ^a \pm 26,5	32,22 \pm 27,9	24,0	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.14 Deckungsgrad der Streuschicht

Im Gegensatz zu den anderen beiden untersuchten Arten, weisen von *E. ligea* besiedelte Habitate keine erhöhten Deckungsgrade der Streuschicht auf (Tab. 4.190) - ganz im Gegenteil: Die Deckungsgrade der besiedelten Habitate liegen sogar signifikant unterhalb der unbesiedelten. 45,65 % der *ligea*-Habitate verfügen nur über Deckungsgrade der Streuschicht von 1-20 %. Den isolierenden Effekt der Streuschicht scheint *E. ligea* damit nicht zu nutzen.

Habitate im Schwarzwald verfügen über signifikant niedrigere Deckungsgrade der Streuschicht als alle anderen Bezugsräume (Tab. 4.190). Bezüglich besiedelter Habitate bestehen zwischen den Bezugsräumen ebenfalls signifikante Unterschiede in den Deckungsgraden der Streuschicht. Auf der Schwäbischen Alb liegen diese bei mehr als 60 % und erreichen damit ähnliche Werte wie bei *E. aethiops*. Ein Einfluss der Streuschicht auf die Art scheint in diesem Bezugsraum also möglich. Dagegen sind die Anteile der Streuschicht in Oberschwaben und im Schwarzwald stark reduziert. Dies hängt vor allem mit den mehr in den Wald hinein verlagerten und an Gräsern ärmeren Habitaten in diesen Bezugsräumen, aber auch mit dem weitgehenden Fehlen von *B. pinnatum* als Streubildner zusammen.

In Oberschwaben sind die Deckungsgrade der Streuschicht in besiedelten *Patches* signifikant reduziert im Vergleich zu unbesiedelten.

Tab. 4.190: Deckungsgrade der Streuschicht untersuchter Habitate, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	54,86 ^b \pm 31,1	-	54,86 \pm 31,1	-	-
Obere Gäue	43,12 ^b \pm 29,1	-	43,12 \pm 29,1	-	-
Oberschwaben	51,40 ^b \pm 34,2	19,55 ^a \pm 22,0	55,58 \pm 33,3	171,0	***
Schwäbische Alb	53,38 ^b \pm 29,5	61,09 ^b \pm 24,7	51,75 \pm 30,3	1326,0	n.s.
Schwarzwald	19,44 ^a \pm 17,0	12,22 ^a \pm 6,2	24,86 \pm 20,6	34,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen.

4.3.4.15 Anteil an Offenbodenstellen

Trotz relativ geringer Deckungsgrade der Streuschicht weisen von *E. ligea* besiedelte Habitats niedrigerer Offenbodenanteile als unbesiedelte auf (Tab. 4.191). Die Offenbodenanteile setzen sich in beiden Fällen jeweils fast ausschließlich aus Rohboden zusammen, während Ameisenhaufen, Grus, Steine und Fels keine Rolle im Habitat spielen. Die Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats sind für alle Parameter nicht signifikant.

Tab. 4.191: Anteile der Offenbodenstellen in besiedelten und unbesiedelten Habitats. Der Parameter „Offenboden“ ist die Summe aus allen anderen in dieser Tabelle dargestellten Parameter. Es existieren keine signifikanten Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitats.

Parameter	Besiedelt ± SD	Unbesiedelt ± SD	Mann Whitney U	P
Offenboden Deckung [%]	4,02 ± 4,5	6,36 ± 9,2	9334,5	n.s.
Rohboden Deckung [%]	3,59 ± 4,5	5,52 ± 8,9	9421,5	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,07 ± 0,3	0,12 ± 0,8	9680,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0,11 ± 0,7	0,25 ± 1,4	9642,5	n.s.
Steine Deckung [%]	0 ± 0	0,25 ± 1,4	9476,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0,25 ± 1,2	0,18 ± 0,9	9797,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Im Schwarzwald sind die Anteile an Offenboden im Vergleich zur Schwäbischen Alb signifikant reduziert (Tab. 4.192). Dies trifft in besiedelten Habitats auf Oberschwaben im Vergleich zur Schwäbischen Alb zu, während der Schwarzwald hier eine Mittelstellung einnimmt.

Zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* in den jeweiligen Bezugsräumen existieren keine signifikanten Unterschiede.

Tab. 4.192: Anteile an Offenbodenstellen untersuchter Habitats, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt ± SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	6,83 ^{a, b} ± 10,5	-	6,83 ± 10,5	-	-
Obere Gäue	8,22 ^{a, b} ± 11,0	-	8,22 ± 11,0	-	-
Oberschwaben	6,65 ^{a, b} ± 8,5	7,27 ^b ± 4,7	6,57 ± 8,9	364,0	n.s.
Schwäbische Alb	3,52 ^a ± 5,8	2,12 ^a ± 3,5	3,82 ± 6,2	1442,0	n.s.
Schwarzwald	9,68 ^b ± 9,6	5,56 ^{a, b} ± 4,6	12,78 ± 11,3	33,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [**]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.16 Deckungsgrade der Wirtspflanzen

Von den sechs untersuchten potentiellen Wirtspflanzen-Arten bzw. -Gattungen weisen zwei (*Carex* und *Luzula* spp.) einen signifikant positiven Zusammenhang mit Vorkommen von *E. ligea* auf (Tab. 4.193). Dagegen sind die Anteile von *Calamagrostis epigejos* und *Brachypodium sylvaticum* in unbesiedelten Habitaten signifikant erhöht.

Tab. 4.193: Deckungsgrade potentieller Wirtspflanzen in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitaten. *Carex* spp. und *Luzula* spp. sind in besiedelten Habitaten signifikant häufiger, *C. epigejos*, *B. sylvaticum* und *Molinia* spp. in unbesiedelten.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 427)		
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	13,54 \pm 17,0	12,01 \pm 18,3	9138,0	n.s.
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	1,46 \pm 4,8	7,21 \pm 13,8	6852,5	** *
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	2,18 \pm 6,2	5,46 \pm 11,4	7879,0	*
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	0,83 \pm 2,8	4,72 \pm 13,2	8216,0	*
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	1,39 \pm 2,0	0,93 \pm 5,0	6039,0	** *
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	5,14 \pm 9,5	0,14 \pm 1,5	5886,0	** *

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

B. pinnatum ist in den Oberen Gäuen und auf der Schwäbischen Alb signifikant häufiger als in den übrigen Bezugsräumen (Tab. 4.194). In den von *E. ligea* besiedelten Bezugsräumen tritt *B. pinnatum* nur auf der Schwäbischen Alb dominant in besiedelten Habitaten auf. Hier konnte auch die Eiablage von *E. ligea* an *B. pinnatum* belegt werden (s. Kapitel 4.3.5.2). Die Fiederzwenke ist außerdem an ehemaligen Fundorten von *E. ligea* in den Oberen Gäuen und im Albvorland anzutreffen und könnte dort als Wirtspflanze gedient haben. Auch im aktuell noch besiedelten Unteren Illertal in Oberschwaben ist *B. pinnatum* im Habitat von *E. ligea* vertreten.

Zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten existieren in den Bezugsräumen jeweils keine signifikanten Unterschiede.

Tab. 4.194: Deckungsgrade von *Brachypodium pinnatum* in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	6,26 ^a \pm 15,4	-	6,26 \pm 15,4	-	-
Obere Gäue	16,75 ^b \pm 16,1	-	16,75 \pm 16,1	-	-
Oberschwaben	2,14 ^a \pm 8,0	0,91 ^a \pm 3,0	2,30 \pm 8,4	457,5	n.s.
Schwäbische Alb	21,35 ^b \pm 22,5	23,56 ^b \pm 16,6	20,89 \pm 23,5	1295,5	n.s.
Schwarzwald	4,13 ^a \pm 11,8	0 ^a \pm 0	7,22 \pm 15,2	36,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

B. sylvaticum ist in allen Bezugsräumen etwa gleich verteilt (Tab. 4.195). Auch in besiedelten Habitaten existieren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bezugsräumen. Auf der Schwäbischen Alb und im Schwarzwald ist *B. sylvaticum* jedoch auf unbesiedelten Flächen signifikant häufiger als auf besiedelten.

Tab. 4.195: Deckungsgrade von *Brachypodium sylvaticum* in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	4,70 ^a \pm 9,5	-	4,70 \pm 9,5	-	-
Obere Gäue	4,46 ^a \pm 7,4	-	4,46 \pm 7,4	-	-
Oberschwaben	6,53 ^a \pm 14,2	4,09 ^a \pm 5,4	6,85 \pm 14,9	423,0	n.s.
Schwäbische Alb	6,02 ^a \pm 12,0	2,13 ^a \pm 7,3	6,85 \pm 12,7	1178,0	*
Schwarzwald	3,59 ^a \pm 11,7	0 ^a \pm 0	6,28 \pm 15,1	27,0	*

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

- C. *epigejos* ist im Albvorland signifikant häufiger als in allen anderen Bezugsräumen (Tab. 4.196). In besiedelten Habitaten bestehen keine Unterschiede zwischen den einzelnen Regionen. Die Pflanze ist sowohl in Oberschwaben als auch im Schwarzwald in unbesiedelten Habitaten signifikant häufiger als in besiedelten. Dies hängt primär mit ihrer Präferenz für die meist nicht besiedelten Sturmwurfflächen zusammen.

Tab. 4.196: Deckungsgrade von *Calamagrostis epigejos* in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	15,99 ^b \pm 20,1	-	15,99 \pm 20,1	-	-
Obere Gäue	3,45 ^a \pm 8,5	-	3,45 \pm 8,5	-	-
Oberschwaben	8,57 ^a \pm 13,2	0,33 ^a \pm 1,1	9,65 \pm 13,7	189,5	***
Schwäbische Alb	2,95 ^a \pm 7,9	2,44 ^a \pm 6,2	3,05 \pm 8,2	1499,5	n.s.
Schwarzwald	3,29 ^a \pm 5,9	0 ^a \pm 0	5,75 \pm 6,9	22,5	**

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

Pflanzen der Gattung *Molinia* wurden im Albvorland signifikant häufiger nachgewiesen als in den Oberen Gäuen, auf der Schwäbischen Alb und im Schwarzwald (Tab. 4.197). Hinsichtlich besiedelter Habitate existieren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bezugsräumen. Auf der Schwäbischen Alb sind *Molinia* spp. in besiedelten Habitaten signifikant häufiger als in unbesiedelten. Es darf hierbei nicht unerwähnt bleiben, dass die beiden Pfeifengras-Arten sowohl an ehemaligen Fundorten des Albvorlandes und Oberschwabens, als auch an aktuellen Flugplätzen am Albtrauf und im Unteren Illertal vorhanden sind und ihre Funktion als Wirtspflanzen auch in anderen Regionen vermutet wird (GOFFART et al. 1999, ZAPP 2010).

Tab. 4.197: Deckungsgrade von *Molinia* spp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	12,56 ^b \pm 19,5	-	12,56 \pm 19,5	-	-
Obere Gäue	1,11 ^a \pm 3,6	-	1,11 \pm 3,6	-	-
Oberschwaben	6,71 ^{a, b} \pm 16,6	0,30 ^a \pm 1,0	7,55 \pm 17,5	332,0	n.s.
Schwäbische Alb	0,49 ^a \pm 2,0	1,33 ^a \pm 3,6	0,31 \pm 1,4	1370,5	*
Schwarzwald	0 ^a \pm 0	0 ^a \pm 0	0 \pm 0	54,0	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

Carex-Arten sind sowohl hinsichtlich aller Bezugsräume als auch hinsichtlich der besiedelten relativ gleich verteilt (Tab. 4.198). In Oberschwaben sind sie in besiedelten Habitaten signifikant seltener als in unbesiedelten, das Gegenteil ist jedoch im Schwarzwald der Fall. Pflanzen aus der Gattung *Carex* treten zwar regelmäßig an Fundorten von *E. ligea* auf und sind zumindest für die Alpenregion als Wirtspflanzen der Art belegt (SONDEREGGER 2005), es konnte jedoch kein direkter Zusammenhang zwischen einem Vorkommen von *E. ligea* und dem von *Carex*-Arten hergestellt oder Eiablagen beobachtet werden.

Tab. 4.198: Deckungsgrade von *Carex* spp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	0,82 ^a \pm 3,2	-	0,82 \pm 3,2	-	-
Obere Gäue	0,92 ^a \pm 3,5	-	0,92 \pm 3,5	-	-
Oberschwaben	2,02 ^a \pm 9,3	1,60 ^a \pm 0,9	2,07 \pm 9,9	168,0	***
Schwäbische Alb	0,65 ^a \pm 1,7	1,18 ^a \pm 2,6	0,54 \pm 1,4	1345,0	n.s.
Schwarzwald	0,78 ^a \pm 1,1	1,74 ^a \pm 1,0	0,56 \pm 0,2	6,5	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [n.s.]; besiedelt: oneway [df: 2], [n.s.]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

Luzula-Arten sind im Schwarzwald signifikant häufiger als in allen anderen Bezugsräumen (Tab. 4.199). In besiedelten Habitaten ist die Gattung auf der Schwäbischen Alb signifikant seltener als in Oberschwaben und im Schwarzwald. In allen Bezugsräumen sind Pflanzen aus der Gattung *Luzula* (häufig *L. sylvatica*) in besiedelten *Patches* jedoch signifikant häufiger als in unbesiedelten. Ihre Rolle als Wirtspflanze konnte für den Südschwarzwald nachgewiesen werden (s. Kapitel 4.3.5.2). Auch im Albvorland und am Albtrauf kommt *L. sylvatica* häufig in (ehemals) besiedelten Habitaten vor und könnte somit dort ebenfalls als Wirtspflanze dienen bzw. gedient haben.

Tab. 4.199: Deckungsgrade von *Luzula* spp. in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	0,31 ^a \pm 1,9	-	0,31 \pm 1,9	-	-
Obere Gäue	0 ^a \pm 0	-	0 \pm 0	-	-
Oberschwaben	1,49 ^a \pm 5,6	12,30 ^b \pm 12,2	0,79 \pm 0,7	88,5	***
Schwäbische Alb	0,03 ^a \pm 0,2	0,15 ^a \pm 0,6	0 \pm 0	1476,0	**
Schwarzwald	5,73 ^b \pm 9,8	10,78 ^b \pm 11,4	1,94 \pm 6,7	13,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.17 Sonnenscheindauer

Im Gegensatz zu *E. aethiops*, die etwas offenere und besser besonnte Habitate bevorzugt, liegt die durchschnittliche, potentielle Sonnenscheindauer (im Juni) in von *E. ligea* besiedelten Habitaten mit 7,1 h signifikant unter derjenigen unbesiedelter Habitate (Abb. 4.67, Tab. 4.200).

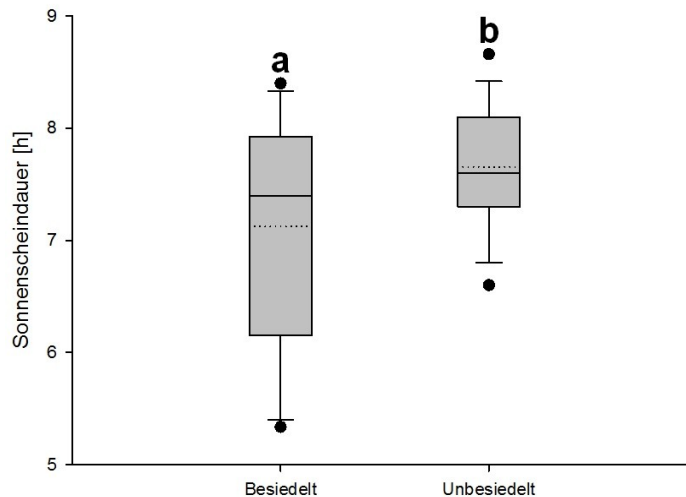


Abb. 4.67: Potentielle Sonnenscheindauer im Juni in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Besiedelte Habitate verfügen über signifikant niedrigere potentielle Besonnungsdauern als unbesiedelte. Schwarze Linie: Median; gepunktete Linie: Mittelwert. Die schwarzen Punkte geben das 5. bzw. 95. Perzentil an.

Die minimale Sonnenscheindauer in besiedelten Habitaten beträgt 5,3 h, die maximale 8,5 h. Hieraus ist jedoch keinesfalls zu schließen, dass *E. ligea* schattige Waldbereiche innerhalb des Hochwalds besiedelt, diese weisen generell potentielle Sonnenscheindauern von 5 h und darunter auf.

Tab. 4.200: Sonnenscheindauer im Juni in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitaten.

	Sonnenscheindauer [h] ± SD	max. Sonnenscheindauer [h]	min. Sonnenscheindauer [h]
Besiedelt	7,1 ± 1	8,5	5,3
Unbesiedelt	7,7 ± 1	9,4	5,0

Zwischen den Bezugsräumen bestehen signifikante Unterschiede in der potentiellen Sonnenscheindauer (Tab. 4.201). Die Habitate im Schwarzwald erhalten signifikant am wenigsten Sonne, hierauf folgen Oberschwaben und das Albvorland. Signifikant erhöht sind die potentiellen Sonnenscheindauern auf der Schwäbischen Alb und in den Oberen Gäuen. Besiedelte Habitate auf der Schwäbischen Alb erhalten signifikant mehr Sonne als diejenigen des Schwarzwaldes und Oberschwabens. Der hohe Wert der Schwäbischen Alb kommt dadurch zustande, dass die Habitate häufig am äußeren Waldsaum oder in der Nähe versäumter Halbtrockenrasen liegen. Im Gegensatz dazu befinden sich die besiedelten Habitate des Schwarzwaldes und Oberschwabens mehr am oder im Wald, was entsprechend zu einer kürzeren potentiellen Sonnenscheindauer führt.

Sowohl in Oberschwaben als auch im Schwarzwald sind die potentiellen Sonnenscheindauern in besiedelten Habitaten signifikant verringert.

Tab. 4.201: Potentielle Sonnenscheindauer im Juni in untersuchten Habitaten, getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	7,6 ^b \pm 1	-	7,6 \pm 1	-	-
Obere Gäue	7,8 ^c \pm 1	-	7,8 \pm 1	-	-
Oberschwaben	7,2 ^{a, b} \pm 1	6,4 ^a \pm 1	7,3 \pm 1	217,0	**
Schwäbische Alb	7,8 ^c \pm 1	7,8 ^b \pm 0	7,8 \pm 1	1594,5	n.s.
Schwarzwald	6,8 ^a \pm 1	6,1 ^a \pm 1	7,4 \pm 1	12,0	**

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.4.18 Vergleich ehemals besiedelter Habitate mit aktuell noch besetzten Flächen

Für *E. ligea* ist eine große Anzahl (n = 46) ehemals besiedelter Habitate bekannt, die in die Untersuchungen einbezogen wurden. Deshalb werden in der Folge die Parameter dieser ehemals belegten Fundorte mit den aktuell besiedelten verglichen, um eventuelle Unterschiede feststellen zu können (Tab. 4.202).

Der Vergleich ist allerdings nur bedingt verwertbar, da die Strukturvielfalt der *ligea*-Habitate über ganz Baden-Württemberg gesehen sehr groß ist.

Aktuell besiedelte Habitate liegen in größeren Höhenlagen und sind signifikant kleinflächiger. Die Mikrohabitate zeichnen sich durch niedrigere Höhen der Krautschicht und höhere Deckungsgrade der Moosschicht aus. Außerdem sind Offenbodenanteile und Steine in aktuell besiedelten Habitaten signifikant reduziert. Die größten Unterschiede ergeben sich für die Wirtspflanzen. Während *Luzula* spp. und *Carex* spp. in aktuell besiedelten Habitaten signifikant häufiger sind, ist für *Molinia* spp. und *B. sylvaticum* das Gegenteil der Fall. Auch das hängt mit der aktuellen Verbreitung von *E. ligea* im Schwarzwald und auf der Adelegg zusammen. Es kann nicht davon ausgegangen werden, dass die beobachteten Unterschiede auf Veränderungen in den Lebensräumen zurückzuführen sind, sondern vielmehr die natürliche Variation der Habitatausprägung in den verschiedenen Bezugsräumen widerspiegeln.

Tab. 4.202: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte Patches. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 46)	Ehem. besiedelt (n = 46)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	796 \pm 140	589 \pm 117	228	***
Flächengröße [ha]	14,16 \pm 25,5	30,19 \pm 61,5	755,0	*
Konnektivität [km]	1,29 \pm 0,5	1,42 \pm 0,6	914,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	116 \pm 11	100 \pm 113	917,5	n.s.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 46)	Ehem. besiedelt (n = 46)		
Inklination [°]	11,02 \pm 10,5	11,85 \pm 15,0	958,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	7,1 \pm 1	7,6 \pm 1	818,0	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	42,64 \pm 11,0	52,32 \pm 17,7	700,0	**
Baumschicht 1 Deckung [%]	26,30 \pm 25,2	11,89 \pm 25,3	869,5	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	9,42 \pm 14,9	8,95 \pm 12,2	1015,5	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	7,90 \pm 8,3	9,78 \pm 9,1	918,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	10,54 \pm 8,3	8,87 \pm 7,8	913,0	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	7,61 \pm 10,1	7,72 \pm 9,9	1057,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	82,86 \pm 8,8	79,71 \pm 9,2	901,5	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	60,76 \pm 22,6	43,12 \pm 29,1	657,5	**
Streuschicht Deckung [%]	41,59 \pm 31,1	42,79 \pm 24,5	966,0	n.s.
Offenboden Deckung [%]	4,02 \pm 4,5	7,32 \pm 5,6	712,0	**
Rohboden Deckung [%]	3,59 \pm 4,5	5,18 \pm 5,2	878,0	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,07 \pm 0,3	0,22 \pm 0,9	1033,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0,11 \pm 0,7	0,43 \pm 1,4	989,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0,91 \pm 2,6	920,0	*
Fels Deckung [%]	0,25 \pm 1,2	0,15 \pm 0,8	1056,5	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	13,54 \pm 17,0	11,76 \pm 16,5	1049,0	n.s.
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	1,46 \pm 4,8	1,89 \pm 4,4	894,5	n.s.
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	2,18 \pm 6,2	4,53 \pm 6,7	694,0	**
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	0,83 \pm 2,8	9,71 \pm 19,7	725,5	***
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	1,39 \pm 2,0	0,66 \pm 1,1	785,0	*
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	5,14 \pm 9,5	1,30 \pm 4,4	742,5	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Hinsichtlich der Parameter Exposition, Habitattyp und Nutzung existieren zwischen aktuell und ehemals besiedelten Habitaten keine signifikanten Unterschiede (Tab. 4.203). Zwar weist die Analyse für den Habitattyp insgesamt ein leicht signifikantes Ergebnis auf, jedoch nicht für die einzelnen Parameter. Dies ist dadurch bedingt, dass Sukzessionsflächen und äußere Waldränder seltener als erwartet als Lebensräume erloschen sind und lichte Kiefernwälder häufiger als erwartet als Habitat von *E. ligea* aufgegeben werden mussten.

Tab. 4.203: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten bestehen im Habitattyp.

Parameter	Besiedelt			Ehemals besiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							12,05	9	n.s.
N	2	4,35	-0,3	3	6,52	0,3			n.s.
NO	0	0		0	0				
O	3	6,52	1,6	0	0	-1,6			n.s.
SO	3	6,52	0,3	2	4,35	-0,3			n.s.
S	9	19,57	1,0	4	8,70	-1,0			n.s.
SW	3	6,52	0,3	2	4,35	-0,3			n.s.
W	6	13,04	0,3	3	6,52	-0,3			n.s.
NW	2	4,35	-0,4	2	4,35	0,4			n.s.
eben	16	34,78	-1,1	26	56,52	1,1			n.s.
Kuppe	2	4,35	-0,6	4	8,70	-0,6			n.s.
Habitattyp							16,71	8	*
Streuwiesenbrachen	1	2,17	-0,7	3	6,52	0,7			n.s.
Halbtrockenrasen	0	0	-0,7	1	2,17	0,7			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	8	17,39	-0,3	10	21,74	0,3			n.s.
Äußere Waldränder	13	28,26	-0,4	14	30,43	0,4			n.s.
Innere Waldränder	5	10,87	1,5	1	2,17	-1,5			n.s.
Sukzessionsflächen	8	17,39	1,3	2	4,35	-1,3			n.s.
Lichte Kiefernwälder	1	2,17	-1,5	7	15,22	1,5			n.s.
Laubmischwälder	10	21,74	0,5	7	15,22	-0,5			n.s.
Feuchtwälder	0	0	-0,7	1	2,17	0,7			n.s.
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							5,12	4	n.s.
Brache	36	78,26	0,2	34	73,91	0,2			n.s.
Schafweide	9	19,57	0,2	8	17,39	-0,2			n.s.
Pferde-/Kuhweide	1	2,17	0	1	2,17	0			n.s.
Mahd 1	0	0	-1,2	3	6,52	1,2			n.s.
Mahd 2	0	0	-	0	0	-			-

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

In der Folge wird auf die jeweiligen Besonderheiten der Bezugsräume eingegangen und die jeweils entscheidenden Parameter für ein Vorkommen von *E. aethiops* dargestellt.

4.3.4.19 Albvorland

Obwohl *E. ligea* im ausgestorben Albvorland ist, lohnt sich ein Blick auf die ehemals besiedelten Habitate und ihren aktuellen Zustand. Aus diesem Bezugsraum sind elf ehemals besiedelte Habitate bekannt, die in die Untersuchungen einbezogen wurden. Sie liegen im Naturraum Schönbuch und Glemswald. Diese ehemals besiedelten Habitate werden nachfolgend genauer vorgestellt und analysiert, um eventuelle Unterschiede zu heute noch besiedelten Flächen in anderen Regionen nachweisen zu können.

- 1: Offenstellen im Wald im NSG Hölzertal/Hölzersee bei Magstadt (MTB 7220)
- 2: Feuchte Talwiese und Waldsäume im NSG Mahdenbachtal bei Musberg (MTB 7220)
- 3: Lichter Pfeifengras-Kiefern-mischwald bei Neuweiler (MTB 7320)
- 4: Offenflächen und Wegsäume am Bärensee bei Leinfelden-Stetten (MTB 7321)
- 5: Luftfeuchter Taleinschnitt im Sommertal bei Herrenberg-Kayh (MTB 7419)
- 6: Lichte Waldwegsäume im Ameisenbühl bei Mönchberg (MTB 7419)
- 7: Offenflächen und breite Waldwege im Kayher Tal bei Breitenholz (MTB 7419)
- 8: Lichte Kiefernwald-Säume und angrenzende Halbtrockenrasen am Spitzberg bei Hirschau (MTB 7419)
- 9: Struktureiche, breite Wegsäume und Offenflächen im Goldersbachtal bei Bebenhausen (MTB 7420)
- 10: Luftfeuchter Taleinschnitt im Kirnbachtal bei Bebenhausen (MTB 7420)
- 11: Lichte Laubmischwälder im Rammert bei Ofterdingen (MTB 7520)

Bevorzugt wurden tief eingeschnittene, kühl-feuchte Täler des Schönbuchs sowie luftfeuchte Offenstellen, aber auch lichte Pfeifengras-Kiefernwälder wurden besiedelt, in denen die Art bis Mitte der 1990er-Jahre auftrat. Die in fast allen Fällen eben liegenden Habitate sind großflächig und gut miteinander verknüpft (Tab. 4.204). Die Habitate sind auch heutzutage noch in naturnahem Zustand erhalten und entsprechende Wirtspflanzen (*B. pinnatum*, *L. sylvatica*) vorhanden (Tab. 4.205, Tab. 4.206).

Tab. 4.204: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter ehemals besiedelter Habitate im Albvorland.

Vorkom- men	Habitat- typ	Höhenl. [m NN]	Flächengr. [ha]	Konnekt. [km]	Exp.	Inkl. [°]	Sonnen- schein [h]	Nutzung	Letzt- nachweis
1	1	453	3,64	0,74	eben	4,78	7,6	Brache	1969
2	1	443	1,86	0,88	eben	1,92	7,2	Mahd 1	1985
3	7	439	11,24	0,50	eben	0,36	7,4	Brache	1985
4	7	448	1,66	0,83	eben	0,54	7,7	Brache	1985
5	5	528	5,21	0,67	eben	1,36	7,5	Brache	1991
6	5	519	9,13	0,75	eben	4,30	8,0	Brache	1995
7	5	475	10,08	0,83	eben	1,53	8,1	Brache	1993
8	7	417	0,42	1,67	Kuppe	19,44	8,3	Brache	vor 1900
9	5	372	62,01	1,50	eben	3,02	7,2	Brache	1975
10	5	381	15,27	2,42	eben	2,17	6,7	Brache	1975
11	8	436	136,39	1,42	eben	1,88	7,9	Brache	1973

Legende: Habitattyp 1 = Streuwiesenbrachen/*Molinia*-Brachen im Wald, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = äußere Waldränder, 5 = innere Waldränder, 6 = Sukzessionsflächen, 7 = lichte Kiefernwälder, 8 = Laubmischwälder, 9 = Moor-, Sumpf-, Au- und Bruchwälder, 10 = Nieder- und Mittelwälder.

Tab. 4.205: Übersicht über die wichtigsten Strukturparameter ehemals besiedelter Habitate im Albvorland.

Vorkom- men	Krautsch. Höhe [cm]	B1 Deckung [%]	S3 Deckung [%]	Krautsch. Deckung [%]	Moossch. Deckung [%]	Streuschicht Deckung [%]	Anteil OB [%]
1	120,00	20,00	0	85,00	10,00	90,00	5,00
2	56,67	0	0	66,67	70,00	6,67	10,00
3	66,67	60,00	21,67	56,67	80,00	30,00	10,00
4	46,67	40,00	36,67	60,00	100	26,67	0
5	40,00	90,00	20,00	90,00	0	80,00	10,00
6	66,67	0	10,00	90,00	0	70,00	0
7	45,00	0	15,00	85,00	0	80,00	10,00
8	30,00	60,00	10,00	70,00	60,00	50,00	20,00
9	65,00	35,00	5,00	85,00	35,00	40,00	5,00
10	55,00	60,00	0	85,00	40,00	60,00	5,00
11	55,00	5,00	0	85,00	75,00	65,00	5,00
Ø	58,79	33,64	10,76	78,03	42,72	54,40	7,27

Tab. 4.206: Übersicht über die potentiellen Wirtspflanzen ehemals besiedelter Habitate im Albvorland.

Vorkom- men	<i>B. pinnatum</i> Deckung [%]	<i>B. sylvaticum</i> Deckung [%]	<i>C. epigejos</i> Deckung [%]	<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]
1	0	0	0	90,00	0	0
2	26,67	0	20,00	30,00	0	0
3	16,67	0	0	30,00	0,67	0
4	16,67	16,67	0	3,33	0	0
5	70,00	3,33	0	16,67	3,00	0
6	50,00	1,67	0	3,33	1,67	0
7	70,00	3,33	0	9,33	1,67	6,67
8	30,00	0	0	56,67	0	0
9	3,33	6,67	2,67	5,00	2,33	6,67
10	1,33	9,00	2,33	0,67	1,33	16,67
11	3,33	1,33	1,67	6,67	1,33	0
Ø	26,18	2,43	3,82	22,88	1,09	2,73

Die ehemals besiedelten Habitate unterscheiden sich in einigen Parametern von den noch aktuell besiedelten (Tab. 4.207). Demnach liegen aktuell besiedelte Habitate in größerer Höhenlage. Zudem sind sie signifikant stärker geneigt und mehr südexponiert. Strukturell ergeben sich nur wenige Unterschiede. Die ehemals besiedelten Habitate im Albvorland weisen eine signifikant größere Krautschicht-Länge auf, was vor allem auf das abundante Auftreten der potentiellen Wirtspflanze *Molinia caerulea* zurückzuführen ist. Außerdem sind in ehemals besiedelten Habitaten die Deckungsgrade anderer Wirtspflanzen wie *B. pinnatum* und *B. sylvaticum* signifikant erhöht, diejenigen von *Carex* spp. verringert.

Allgemein sind diese Unterschiede jedoch auf natürliche Variation der Habitatausprägung im Bezugsraum Albvorland zurückzuführen und ergeben keinerlei Hinweise darauf, dass strukturelle Veränderungen in den Habitaten zum Aussterben von *E. ligea* geführt haben.

Tab. 4.207: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und ehemals besiedelte Patches. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 46)	Ehem. besiedelt (n = 11)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	796 ± 140	446 ± 49	0	***
Flächengröße [ha]	14,16 ± 25,5	23,35 ± 41,3	203,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,29 ± 0,5	1,11 ± 0,6	178,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	116 ± 11	20 ± 66	122,0	**
Inklination [°]	11,02 ± 10,5	3,75 ± 5,4	137,0	*
Sonnenscheindauer [h]	7,1 ± 1	7,6 ± 1	205,5	n.s.

Parameter	Durchschnitt ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 46)	Ehem. besiedelt (n = 11)		
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	42,64 ± 11,0	58,79 ± 23,4	120,0	**
Baumschicht 1 Deckung [%]	26,30 ± 25,2	33,64 ± 31,2	223,5	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	9,42 ± 14,9	9,85 ± 15,7	249,5	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	7,90 ± 8,3	4,55 ± 7,2	189,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	10,54 ± 8,3	8,49 ± 8,3	215,0	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	7,61 ± 10,1	10,76 ± 11,8	210,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	82,86 ± 8,8	78,03 ± 12,3	200,5	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	60,76 ± 22,6	42,72 ± 36,6	179,0	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	41,59 ± 31,1	54,40 ± 26,1	190,5	n.s.
Offenboden Deckung [%]	4,02 ± 4,5	7,27 ± 5,6	168,0	n.s.
Rohboden Deckung [%]	3,59 ± 4,5	5,46 ± 4,2	188,0	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,07 ± 0,3	0 ± 0	242,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0,11 ± 0,7	0 ± 0	247,5	n.s.
Steine Deckung [%]	0 ± 0	0 ± 0	253,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0,25 ± 1,2	0 ± 0	242,0	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	13,54 ± 17,0	26,18 ± 26,4	156,5	*
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	1,46 ± 4,8	3,82 ± 5,2	201,0	n.s.
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	2,18 ± 6,2	2,43 ± 5,9	162,5	*
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	0,83 ± 2,8	22,88 ± 28,0	20,5	***
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	1,39 ± 2,0	1,09 ± 1,0	252,0	*
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	5,14 ± 9,5	2,73 ± 5,3	219,5	n.s.

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Ehemals von *E. ligea* im Albvorland besiedelte Habitate sind in ihrer aktuellen Ausprägung in den folgenden Abbildungen dargestellt (Abb. 4.68).



Abb. 4.68: Ehemals von *E. ligea* besiedelte Habitate im Albvorland.

Oben links: Lichter Taleinschnitt im Ameisenbühl bei Herrenberg-Kayh (MTB 7419). In diesem und weiteren benachbarten, luftfeuchten Taleinschnitten im westlichen Schönbuch flog *E. ligea* bis 1995. Danach konnte die Art nicht mehr beobachtet werden und muss seitdem im Naturraum Schönbuch und Glemswald als ausgestorben gelten. An den mageren Saumbereichen wächst regelmäßig *B. pinnatum*.

Oben rechts: Breiter Taleinschnitt des Goldersbachtals bei Bebenhausen (MTB 7420). Im Goldersbachtal wurde *E. ligea* zumindest bis 1975 (zusammen mit *E. aethiops* und *E. medusa*) nachgewiesen. Links des Weges existieren grundwasserbeeinflusste Brachebereiche mit Vorkommen von *L. sylvatica*.

Unten links: Luftfeuchter, wechselschattiger Talbereich des Kirnbachtals bei Bebenhausen (MTB 7420). Auch hier wurde *E. ligea* bis Mitte der 1970er-Jahre zusammen mit *Lopinga achine* nachgewiesen. Das heute recht schattige Tal beherbergt ähnlich wie das Goldersbachtal gute Bestände von *L. sylvatica*.

Unten rechts: Lichtes und strukturreiches Waldgebiet im Grubenhau bei Neuweiler (MTB 7320). In den offenen und gräserreichen Kiefern-mischwäldern im nordöstlichen Schönbuch war *E. ligea* bis Mitte der 1980er-Jahre anzutreffen. Vor allem *M. caerulea* ist in diesem Waldgebiet sehr abundant.

4.3.4.20 Obere Gäue

Im Nordteil der Oberen Gäue (MTB 7218 und 7417), wo *E. ligea* ebenfalls letztmalig Mitte der 1990er-Jahre nachgewiesen werden konnte, wurden drei ehemalige Habitate in die Untersuchungen einbezogen. Es handelt sich dabei um zwei versaumte Halbtrockenrasen mit strukturreichen Waldrändern und lichten Kiefernwäldern sowie um ein lichtetes Laubmischwaldgebiet. Die großflächigen, mäßig gut verknüpften Habitate liegen entweder eben oder in leichter Südexposition (Tab. 4.208).

Vorkommen 1: Versaumte Halbtrockenrasen im NSG Büchelberg bei Münklingen (MTB 7218)

Vorkommen 2: Lichte Laubmischwälder im Maisgraben bei Möttlingen (MTB 7218)

Vorkommen 3: Strukturreiche Kiefernwald-Säume im NSG Egenhauser Kapf bei Egenhausen (MTB 7417)

Tab. 4.208: Übersicht über die wichtigsten abiotischen Parameter ehemals besiedelter Habitate in den Oberen Gäuen.

Vorkommen	Habitattyp	Höhenl. [m NN]	Flächengr. [ha]	Konnekt. [km]	Exp.	Inklin. [°]	Sonnenschein. [h]	Nutzung	Letzt-nachweis
1	3	544	21,70	1,33	eben	1,94	7,6	Brache/ Schafweide	1958
2	5	519	4,54	1,25	eben	2,12	7,5	Brache	1981
3	7	562	17,84	2,11	W	24,5	8,4	Schafweide	1995

Legende: Habitattyp 1 = Streuwiesenbrachen/*Molinia*-Brachen im Wald, 2 = extensiv genutzte Halbtrockenrasen, 3 = Brachen von Halbtrockenrasen, 4 = äußere Waldränder, 5 = innere Waldränder, 6 = Sukzessionsflächen, 7 = lichte Kiefernwälder, 8 = Laubmischwälder, 9 = Moor-, Sumpf-, Au- und Bruchwälder, 10 = Nieder- und Mittelwälder.

Höhere Baumschichten und die Moosschicht erreichen durchschnittliche Werte, die Deckungsgrade der Streuschicht sind leicht reduziert (Tab. 4.209).

Tab. 4.209: Übersicht über die wichtigsten Strukturparameter ehemals besiedelter Habitate in den Oberen Gäuen.

Vorkommen	Krautschicht Höhe [cm]	B1 Deckung [%]	S3 Deckung [%]	Krautschicht Deckung [%]	Moosschicht Deckung [%]	Streuschicht Deckung [%]	Anteil Offenbod. [%]
1	60,00	30,00	20,00	70,00	33,33	60,00	3,33
2	65,00	45,00	0	85,00	45,00	35,00	0
3	40,00	10,00	0	80,00	75,00	26,67	10,00

B. pinnatum ist die einzige potentielle Wirtspflanze, die abundant vorkommt, während *Luzula* spp. fehlen (Tab. 4.210).

Tab. 4.210: Übersicht über die potentiellen Wirtspflanzen ehemals besiedelter Habitate in den Oberen Gäuen.

Vorkommen	<i>B. pinnatum</i> Deckung [%]	<i>B. sylvaticum</i> Deckung [%]	<i>C. epigejos</i> Deckung [%]	<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]
1	16,67	1,67	0	12,00	0	0
2	1,67	10,00	2,33	0	0	0
3	16,67	0	0	0	0	0

Strukturell scheinen auch diese Habitate heute noch für *E. ligea* geeignet, die geringen Deckungsgrade der Streuschicht und der hohe Wert der Sonneneinstrahlung weisen jedoch darauf hin, dass die Habitate möglicherweise aufgrund ihres xerothermen Charakters eher ungünstig sind (Abb. 4.69).

Auf einen Vergleich mit aktuell besiedelten Habitaten wird aufgrund der geringen Stichprobenanzahl (n = 3) verzichtet.



Abb. 4.69: Von *E. ligea* ehemals besiedelte Habitate im Nordteil der Oberen Gäue.

Links: NSG Egenhauser Kapf am Westrand der Oberen Gäue bei Egenhausen (MTB 7417). In den strukturreichen Halbtrockenrasen und lichten Kiefernwäldern waren sowohl *E. ligea* als auch *E. aethiops* zumindest bis 1995 verbreitet. Trotz mehrmaliger Kontrollen zwischen 2009 und 2011 konnte keine der beiden Arten mehr beobachtet werden. Die Wirtspflanze *B. pinnatum* ist verbreitet anzutreffen.

Rechts: NSG Büchelberg bei Möttlingen (MTB 7218). Das recht großflächige Naturschutzgebiet verfügt über ein Netzwerk von Halbtrockenrasen, lichten Kiefernwäldern und strukturreichen Säumen. Trotzdem verschwand *E. ligea* von dort schon sehr früh und konnte letztmalig 1958 nachgewiesen werden. In nahe gelegenen Waldbereichen flog die Art jedoch zumindest bis Anfang der 1980er-Jahre.

4.3.4.21 Oberschwaben

Besiedelte Habitate in Oberschwaben unterscheiden sich von unbesiedelten in einigen Parametern (Tab. 4.211). Sie liegen in größeren Höhenlagen, was primär durch die Vorkommen auf der Adelegg bedingt ist. Zudem ist die potentielle Sonnenscheindauer signifikant verringert, eine Folge des Vorkommens in Laubmischwäldern mit signifikant erhöhten Deckungsgraden höherer Baum- und mittlerer Strauchschichten. Weiterhin verfügen besiedelte *Patches* über signifikant geringere Krautschicht-Höhen und Deckungsgrade der Streuschichten sowie über signifikant erhöhte Anteile der Moosschicht. *Luzula* spp. sind in besiedelten Habitaten signifikant häufiger, *C. epigejos* und *Carex* spp. in unbesiedelten. Die besiedelten Habitate sind allgemein sehr stark geprägt vom alpinen Einfluss auf der Adelegg. So gibt die Tabelle mehr die Unterschiede zwischen Adelegg und restlichem Oberschwaben als zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten wieder.

Tab. 4.211: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches*. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 11)	Unbesiedelt (n = 84)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	837 \pm 154	609 \pm 51	127,5	***
Flächengröße [ha]	15,44 \pm 38,8	15,08 \pm 29,1	350,0	n.s.
Konnektivität [km]	1,59 \pm 0,9	1,40 \pm 0,7	404,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	85 \pm 116	57 \pm 94	406,0	n.s.
Inklination [°]	8,67 \pm 9,8	5,26 \pm 7,2	356,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	6,4 \pm 1	7,3 \pm 1	217,0	**

Parameter	Durchschnitt ± SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 11)	Unbesiedelt (n = 84)		
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	38,18 ± 4,6	69,25 ± 27,1	81,5	***
Baumschicht 1 Deckung [%]	50,91 ± 26,4	19,54 ± 25,4	169,5	***
Baumschicht 2 Deckung [%]	10,60 ± 9,6	14,43 ± 9,3	420,0	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	10,00 ± 9,5	8,57 ± 11,6	405,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	12,73 ± 7,9	7,85 ± 10,5	282,0	*
Strauchschicht 3 Deckung [%]	3,18 ± 5,1	11,49 ± 15,7	324,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	78,64 ± 7,5	81,61 ± 13,2	375,0	n.s.
Moosschicht Deckung [%]	68,64 ± 17,9	34,70 ± 29,1	154,5	***
Streuschicht Deckung [%]	19,55 ± 22,0	55,58 ± 33,3	171,0	***
Offenboden Deckung [%]	7,27 ± 4,7	6,57 ± 8,9	364,0	n.s.
Rohboden Deckung [%]	7,27 ± 4,7	6,31 ± 8,7	353,0	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0 ± 0	0 ± 0	462,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0 ± 0	0,18 ± 1,2	451,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0 ± 0	0 ± 0	462,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0 ± 0	0,08 ± 0,7	456,5	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	0,91 ± 3,0	2,30 ± 8,4	457,5	n.s.
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	0,33 ± 1,1	9,65 ± 13,7	189,5	***
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	4,09 ± 5,4	6,85 ± 14,9	423,0	n.s.
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	0,30 ± 1,0	7,55 ± 17,5	332,0	n.s.
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	1,60 ± 0,9	2,07 ± 9,9	168,0	***
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	12,30 ± 12,2	0,79 ± 0,7	88,5	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Besiedelte Habitate unterscheiden sich von unbesiedelten außerdem in ihrer Exposition und im Habitattyp (Tab. 4.212). Demnach werden Ostexpositionen überproportional häufig besiedelt. Unter den Habitaten werden eindeutig Laubmischwälder bevorzugt, ebenfalls ein Effekt der auf der Adelegg genutzten Tobel- und Schluchtwälder.

Tab. 4.212: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate Oberschwabens, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten bestehen im Habitattyp.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							10,22	9	n.s.
N	0	0	-0,7	4	4,76	0,2			n.s.
NO	1	9,09	1,1	2	2,38	-0,4			n.s.
O	3	27,27	2,4	4	4,76	-0,9			sig.
SO	0	0	-0,3	1	1,19	0,1			n.s.
S	1	9,09	-0,2	10	11,90	0,1			n.s.
SW	0	0	-0,5	2	2,38	0,2			n.s.
W	0	0	-0,8	5	5,95	0,3			n.s.
NW	0	0	-0,5	2	2,38	0,2			n.s.
eben	6	54,55	-0,3	53	63,10	0,1			n.s.
Kuppe	0	0	-0,3	1	1,19	0,1			n.s.
Habitattyp							35,53	7	***
Streuwiesenbrachen	0	0	-1,1	10	8,4	0,40			n.s.
Halbtrockenrasen	0	0	-	0	0	-			-
Brachen von Halbtrockenrasen	0	0	-0,8	5	5,95	0,3			n.s.
Äußere Waldränder	1	9,09	0,1	7	8,33	0			n.s.
Innere Waldränder	0	0	-0,3	1	1,19	0,1			n.s.
Sukzessionsflächen	1	9,09	-1,9	46	54,76	0,7			n.s.
Lichte Kiefernwälder	0	0	-0,7	4	4,76	0,2			n.s.
Laubmischwälder	9	81,82	5,0	8	9,52	-1,8			sig.
Feuchtwälder	0	0	-0,6	3	3,57	0,2			n.s.
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							0,84	2	n.s.
Brache	11	100	0,2	78	92,86	-0,1			n.s.
Schafweide	0	0	-	0	0	-			-
Pferde-/Kuhweide	0	0	-0,3	1	1,19	0,1			n.s.
Mahd 1	0	0	-0,8	5	5,95	0,3			n.s.
Mahd 2	0	0	-	0	0	-			-

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

E. ligea ist in Oberschwaben mittlerweile sehr selten und nur noch in zwei Naturräumen (Unteres Illertal und Adelegg) verbreitet. Die Vorkommen in diesen beiden Naturräumen müssen in der Folge getrennt behandelt werden, da sie sich strukturell deutlich unterscheiden.

Das großflächige (132,05 ha) und eben gelegene Waldgebiet im Unteren Illertal (MTB 8026) liegt stark

isoliert (3,22 km). Es zeichnet sich durch sehr strukturreiche und lichte Waldsysteme aus, die extrem gräser- und dementsprechend auch streureich sind (Abb. 4.70). Als Wirtspflanze kommt vor allem *B. pinnatum* in Frage, jedoch ist auch *M. caerulea* weit verbreitet. Neben *E. ligea*, die hier sehr häufig ist, sind auch *E. aethiops* sowie der vom Aussterben bedrohte Gelbringfalter (*Lopinga achine*) anzutreffen. Die lichte Struktur des Waldgebiets ist unbedingt mit entsprechenden forstwirtschaftlichen Maßnahmen zu erhalten. Da das betreffende Gebiet zu 90 % auf bayerischem Grund liegt, sollten auch von dieser Seite entsprechende Maßnahmen eingeleitet werden. Es wäre wünschenswert, wenn derart strukturierte Waldsysteme auch auf der gegenüberliegenden Illerseite auf baden-württembergischem Landesgebiet gefördert würden, um die dortigen Populationen von *E. aethiops* und des Rotbraunen Wiesenvögelchens (*Coenonympha glycerion*) mit einzubinden und das besiedelbare Habitat auszudehnen (s. Kapitel 5.2.6.6).

Auf der Adelegg (MTB 8226) werden ganz im Gegensatz zum Unteren Illertal viele kleinflächige, aber gut untereinander verknüpfte Habitate besiedelt. Hierbei handelt es sich meist um luftfeuchte Tobeleinschnitte, aber auch um weitläufige, offene Täler und Freiflächen innerhalb der Wälder (Abb. 4.70). Die von Laubmischwald umgebenen Tobel weisen eine hohe Deckung durch höhere Baumschichten und eine fast komplett fehlende Streuschicht auf. Die dortige potentielle Wirtspflanzen-Gattung *Luzula* ist weit verbreitet und tritt an den Tobelhängen im lichten Waldesinnern abundant auf. Aufgrund ihrer Höhenlage von etwa 700 bis über 1000 m NN und ihrer Lage im äußersten Südosten Baden-Württembergs ist die Adelegg klimatisch für boreo-montane Arten sehr günstig. Dies belegt auch das Vorkommen der beiden sonst nur alpin bzw. boreo-montan verbreiteten Perlmutterfalter-Arten *Boloria thore* und *B. titania* (vgl. EBERT & RENNWALD 1991a).

Weitere ehemals besiedelte Habitate, etwa im Altdorfer Wald (MTB 8124), im Argental bei Wangen i. A. (MTB 8224 und 8225) oder im Harttobel bei Horgenzell (MTB 8122), sind denen auf der Adelegg strukturell sehr ähnlich und scheinen auch heutzutage noch durchaus besiedelbar. Dagegen sind die ehemals wohl reich strukturierten Wälder um Leutkirch i. A. (MTB 8126), ebenfalls frühere *E. ligea*-Habitate, aktuell von Hochwald geprägt, der nur von Sturmwurfflächen unterbrochen wird. Die ehemals an die Vorkommen auf der westlichen Albhochfläche (Hegaualb) anschließenden Populationen bei Engen (MTB 8118) besiedelten im Gegensatz zu den übrigen oberschwäbischen Vorkommen strukturreiche Halbtrockenrasen im Übergangsbereich zu lichten Kiefernwäldern. Auch diese Populationen konnten 2011 nicht mehr bestätigt werden.



Abb. 4.70: Von *E. ligea* besiedelte Habitat in Oberschwaben.

Oben links: Schleifertobel auf der Adelegg bei Isny (MTB 8226). Charakteristischer, luftfeuchter und wechelschattiger Tobeleinschnitt. Hier konnten mehrere Exemplare von *E. ligea* bei der Nektaraufnahme beobachtet werden.

Oben rechts: Eisenbacher Tobel auf der Adelegg bei Eisenbach (MTB 8226). Großer und abwechslungsreicher Tobel mit wechelschattigen Einschnitten. Am Hang wächst *L. sylvatica*. Neben *E. ligea* konnte hier auch *E. aethiops* nachgewiesen werden.

Mitte links: Ulmertal auf der Adelegg bei Eisenbach (MTB 8226). Eher lichtetes und offenes Tal mit Extensivweiden und saumreichen Wegrändern. Hier war *E. ligea* sehr zahlreich zur Nektaraufnahme anzutreffen.

Mitte rechts: Freifläche bei der Kreuzleshöhe auf der Adelegg (MTB 8226). Auf dieser Offenfläche im Nadelwald flog *E. ligea* vereinzelt und saugte an Kratzdisteln (*Cirsium spec.*).

Unten links: Stromleitungstrasse im Unteren Illertal bei Brunnen (MTB 8026). Das strukturreiche Waldgebiet wird im Westteil von einer Stromleitungstrasse durchzogen, die lichte und magere Offenbereiche innerhalb des Waldes schafft. Neben *E. ligea* flog hier auch der Gelbringfalter (*Lopinga achine*). *B. pinnatum* ist im ganzen Waldgebiet sehr abundant.

Unten rechts: Wegrand am Illerufer im Buxheimer Wald bei Brunnen (MTB 8026). Am blütenpflanzen- und gräserreichen Wegesrand konnten über mehrere hundert Meter Wegstrecke regelmäßig Falter von *E. ligea* beobachtet werden.

4.3.4.22 Schwäbische Alb

Besiedelte Habitate auf der Schwäbischen Alb unterscheiden sich nur in wenigen Parametern von unbesiedelten (Tab. 4.213). Sie sind durchschnittlich großflächiger und die Deckungsgrade der Krautschicht sind signifikant erhöht. Außerdem verfügen besiedelte *Patches* über signifikant höhere Deckungsgrade von *Molinia* spp. und *Luzula* spp., beide Gattungen sind jedoch allgemein nur selten vertreten. *B. sylvaticum* ist in unbesiedelten Habitaten signifikant häufiger.

Tab. 4.213: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten der Schwäbischen Alb erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches*. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 26)	Unbesiedelt (n = 123)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	738 \pm 69	724 \pm 75	1434,0	n.s.
Flächengröße [ha]	18,04 \pm 22,3	7,94 \pm 12,1	1135,0	*
Konnektivität [km]	1,20 \pm 0,4	1,20 \pm 0,5	1472,5	n.s.
Klima				
Exposition [°]	126 \pm 110	125 \pm 111	1566,0	n.s.
Inklination [°]	12,18 \pm 11,3	12,53 \pm 12,4	1550,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	7,8 \pm 0	7,8 \pm 1	1594,5	n.s.
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	43,78 \pm 12,3	41,10 \pm 13,6	1349,5	n.s.
Baumschicht 1 Deckung [%]	11,72 \pm 17,4	13,65 \pm 16,1	1434,0	n.s.
Baumschicht 2 Deckung [%]	9,55 \pm 17,1	14,17 \pm 21,6	1469,5	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	6,47 \pm 8,3	6,71 \pm 9,9	1525,0	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	11,14 \pm 8,5	9,51 \pm 8,9	1388,0	n.s.
Strauchschicht 3 Deckung [%]	11,73 \pm 11,4	15,34 \pm 14,5	1393,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	84,87 \pm 9,5	78,93 \pm 10,2	1109,5	*
Moosschicht Deckung [%]	58,27 \pm 23,0	47,10 \pm 34,5	1298,0	n.s.
Streuschicht Deckung [%]	61,09 \pm 24,7	51,75 \pm 30,3	1326,0	n.s.
Offenboden Deckung [%]	2,12 \pm 3,5	3,82 \pm 6,2	1442,0	n.s.
Rohboden Deckung [%]	1,35 \pm 3,0	3,01 \pm 5,7	1384,0	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0,13 \pm 0,5	0,12 \pm 0,7	1531,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0,19 \pm 1,0	0,12 \pm 0,8	1576,5	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0,35 \pm 1,6	1521,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0,45 \pm 1,6	0,22 \pm 1,1	1539,5	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	23,56 \pm 16,6	20,89 \pm 23,5	1295,5	n.s.
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	2,44 \pm 6,2	3,05 \pm 8,2	1499,5	n.s.
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	2,13 \pm 7,3	6,85 \pm 12,7	1178,0	*

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 26)	Unbesiedelt (n = 123)		
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	1,33 \pm 3,6	0,31 \pm 1,4	1370,5	*
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	1,18 \pm 2,6	0,54 \pm 1,4	1345,0	n.s.
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	0,15 \pm 0,5	0 \pm 0	1476,0	**

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Besiedelte Habitate unterscheiden sich von unbesiedelten in ihrer Exposition, im Habitattyp und ihrer Nutzung nicht (Tab. 4.214).

Tab. 4.214: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate der Schwäbischen Alb, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten Patches. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten bestehen nicht.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							2,36	9	n.s.
N	1	3,85	-0,8	11	8,94	0,3			n.s.
NO	0	0	-0,7	3	2,44	0,3			n.s.
O	1	3,85	-0,3	7	5,69	0,2			n.s.
SO	2	7,69	-0,1	10	8,13	0			n.s.
S	6	23,07	0,4	23	18,70	-0,2			n.s.
SW	3	11,54	0,6	9	7,32	-0,3			n.s.
W	2	7,69	0,3	7	5,69	-0,2			n.s.
NW	1	3,85	0	5	4,07	0			n.s.
eben	8	30,77	-0,1	40	32,52	0,1			n.s.
Kuppe	2	7,69	0,2	8	6,50	-0,1			n.s.
Habitattyp							11,68	6	n.s.
Streuwiesenbrachen	0	0	-	0	0	-			-
Halbtrockenrasen	0	0	-0,6	2	1,63	-0,6			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	8	30,77	0,9	25	20,33	-0,4			n.s.
Äußere Waldränder	3	11,54	1,9	3	2,44	-0,9			n.s.
Innere Waldränder	6	23,07	0,8	18	14,63	-0,4			n.s.
Sukzessionsflächen	7	26,92	-1,6	65	52,85	0,7			n.s.
Lichte Kiefernwälder	1	3,85	-0,6	9	7,32	0,3			n.s.
Laubmischwälder	1	3,85	1,1	1	0,81	-0,5			n.s.
Feuchtwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							7,09	4	n.s.
Brache	16	61,54	-0,8	97	78,86	0,4			n.s.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Schafweide	9	34,62	1,8	20	16,26	-0,8			n.s.
Pferde-/Kuhweide	1	3,85	0,3	3	2,44	-0,1			n.s.
Mahd 1	0	0	-0,7	3	2,44	0,3			n.s.
Mahd 2	0	0	-	0	0	-			-

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Im Bezugsraum Schwäbische Alb ist *E. ligea* weit verbreitet und regelmäßig, jedoch im Gegensatz zu *E. aethiops* keinesfalls häufig oder gar massenhaft anzutreffen. Die Art besiedelt hier versaumte Halbtrockenrasen, innere und äußere Waldränder, Sturmwurfflächen und lichte Kiefernwälder (Abb. 4.71). Die genannten Habitattypen bilden häufig Lebensraumkomplexe und sind über Korridore (Waldsäume, Waldwege) miteinander verknüpft. Die Flächengröße der besiedelten Habitate ist sehr unterschiedlich, im Durchschnitt sind die *Patches* jedoch großflächig und gut miteinander verknüpft. Seltener als in anderen Bezugsräumen liegen die Habitate eben und weisen eine durchschnittliche (Süd-)Hangneigung von immerhin 12,18 % auf. Knapp zwei Drittel der besiedelten Habitate unterliegen keiner regelmäßigen Nutzung, ein Drittel wird (schaf-)beweidet. Im Gegensatz zu den Mikrohabitaten Oberschwabens und des Schwarzwaldes weisen die der Schwäbischen Alb geringe Überschirmungsgrade durch höhere Baumschichten, jedoch hohe Streuschicht-Anteile auf. Auch die durchschnittliche potentielle Sonnenscheindauer im Juni ist stark erhöht (7,8 h). Die dominant auftretende Wirtspflanze ist *B. pinnatum*, regional könnten auch *M. caerulea* oder *Luzula* spp. eine Rolle spielen.

Im Gegensatz zu *E. medusa* und *E. aethiops* liegen für *E. ligea* mittlerweile vom Albtrauf der östlichen und mittleren Albhochfläche (MTB 7225, 7324, 7422, 7423, 7424, 7520, 7620) zahlreiche ehemalige, aktuell unbestätigte Fundmeldungen vor. Häufig handelt es sich hierbei um strukturreiche und großflächige Wacholderheiden mit Übergangsbereichen zu Waldsäumen und lichten Waldsystemen. Negative Veränderungen der Habitate konnten nicht beobachtet werden, klimatisch sind die Regionen am Albtrauf jedoch deutlich begünstigter als die der Albhochfläche.



Abb.4.71 : Von *E. ligea* besiedelte Habitate auf der Schwäbischen Alb.

Links: Köhlberg am Albtrauf der Jungingen (MTB 7620). Lichte, struktur- und gräserreiche Hangwälder am Albtrauf und angrenzende versaumte Halbtrockenrasen bieten *E. ligea* Lebensraum. Die Art ist hier vereinzelt entlang der mit Blütenpflanzen und Gräsern (*B. pinnatum*, *M. caerulea*) bewachsenen Wegränder und in lichten Waldbereichen anzutreffen.

Rechts: Waldsäume auf der Westalb bei Mahlstetten (MTB 7919). Angrenzend an das NSG Kraftstein besiedelt *E. ligea* hier zahlreich zusammen mit *E. aethiops* die lichten Waldbereiche und breiten Weg- und Waldsäume. Dominante Wirtspflanze ist hier *B. pinnatum*.

4.3.4.23 Schwarzwald

Für den Schwarzwald ergeben sich signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten in einigen Parametern (Tab. 4.215). Besiedelte Flächen liegen in größerer Höhenlage, sind kleinflächiger und erhalten signifikant weniger Sonne. Die Diskrepanz in der Flächengröße ist auf ein sehr großes unbesiedeltes Habitat im Nordschwarzwald und mehrere eher kleinflächige und gut abgrenzbare besiedelte *Patches* im südlichen Schwarzwald zurückzuführen. Die von *E. ligea* besiedelten Habitate weisen außerdem erhöhte Deckungsgrade höherer Baumschichten sowie von Kraut- und Moosschicht auf, mittlere Strauchschichten sind dagegen signifikant reduziert. Während *Carex* spp. und *Luzula* spp. in besetzten *Patches* signifikant häufiger sind, gilt dies in unbesiedelten für *Calamagrostis epigejos*.

Tab. 4.215: Übersicht über die in den untersuchten Habitaten des Schwarzwaldes erhobenen Parameter, unterteilt in besiedelte und unbesiedelte *Patches*. Signifikante Unterschiede sind bei zahlreichen Parametern zu erkennen.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 9)	Unbesiedelt (n = 12)		
Geographie				
Höhenlage [m NN]	915 \pm 190	550 \pm 128	6,0	***
Flächengröße [ha]	1,39 \pm 1,5	36,97 \pm 101,6	10,0	***
Konnektivität [km]	1,17 \pm 0,2	1,47 \pm 0,7	37,0	n.s.
Klima				
Exposition [°]	127 \pm 115	80 \pm 93	42,5	n.s.
Inklination [°]	10,54 \pm 9,1	16,91 \pm 17,9	53,0	n.s.
Sonnenscheindauer [h]	6,1 \pm 1	7,4 \pm 1	12,0	**
Mikrohabitat				
Krautschicht Höhe [cm]	43,89 \pm 12,4	54,86 \pm 17,9	37,0	n.s.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 9)	Unbesiedelt (n = 12)		
Baumschicht 1 Deckung [%]	32,78 \pm 22,4	13,75 \pm 16,4	26,5	*
Baumschicht 2 Deckung [%]	8,89 \pm 13,9	22,78 \pm 21,9	32,0	n.s.
Strauchschicht 1 Deckung [%]	9,44 \pm 6,4	17,78 \pm 16,4	40,5	n.s.
Strauchschicht 2 Deckung [%]	6,11 \pm 7,0	21,81 \pm 23,6	22,5	*
Strauchschicht 3 Deckung [%]	1,11 \pm 2,2	10,14 \pm 11,3	29,5	n.s.
Krautschicht Deckung [%]	82,22 \pm 6,7	65,42 \pm 15,7	17,5	**
Moosschicht Deckung [%]	58,33 \pm 26,5	32,22 \pm 27,9	24,0	*
Streuschicht Deckung [%]	12,22 \pm 6,2	24,86 \pm 20,6	34,0	n.s.
Offenboden Deckung [%]	5,56 \pm 4,6	12,78 \pm 11,3	33,5	n.s.
Rohboden Deckung [%]	5,56 \pm 4,6	12,78 \pm 11,3	33,5	n.s.
Ameisenhaufen Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	54,0	n.s.
Grus Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	54,0	n.s.
Steine Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	54,0	n.s.
Fels Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	54,0	n.s.
<i>Brachypodium pinnatum</i> Deckung [%]	0 \pm 0	7,22 \pm 15,2	36,0	n.s.
<i>Calamagrostis epigejos</i> Deckung [%]	0 \pm 0	5,75 \pm 6,9	22,5	*
<i>Brachypodium sylvaticum</i> Deckung [%]	0 \pm 0	6,28 \pm 15,1	27,0	n.s.
<i>Molinia</i> spp. Deckung [%]	0 \pm 0	0 \pm 0	54,0	n.s.
<i>Carex</i> spp. Deckung [%]	1,74 \pm 1,0	0,06 \pm 0,2	6,5	***
<i>Luzula</i> spp. Deckung [%]	10,78 \pm 11,4	1,94 \pm 6,7	13,0	**

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Weiterhin unterscheiden sich besiedelte von unbesiedelten Habitaten durch ihren Habitattyp (Tab. 4.216). Demnach werden im Schwarzwald äußere Waldränder signifikant bevorzugt.

Tab. 4.216: Übersicht über Exposition, Habitattyp und Nutzung der untersuchten Habitate des Schwarzwaldes, getrennt nach besiedelten und unbesiedelten *Patches*. Angegeben werden außerdem die standardisierten Residuen (SR) sowie Parameter des Chi-Quadrat-Tests. Signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten bestehen im Habitattyp.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
Exposition							5,50	6	n.s.
N	1	11,11	-0,3	2	16,67	0,2			n.s.
NO	0	0	-	0	0	-			-
O	1	11,11	0,9	0	0	-0,8			n.s.
SO	1	11,11	0,2	1	8,33	-0,1			n.s.
S	2	22,22	-0,1	3	25,00	0,1			n.s.

Parameter	Besiedelt			Unbesiedelt			χ^2	df	P
	Absolut	%	SR	Absolut	%	SR			
SW	0	0	-0,7	1	8,33	0,6			n.s.
W	2	22,22	1,2	0	0	-1,1			n.s.
NW	0	0	-	0	0	-			-
eben	2	22,22	-0,6	5	41,67	0,5			n.s.
Kuppe	0	0	-	0	0	-			-
Habitattyp							15,39	4	**
Streuwiesenbrachen	0	0	-0,8	1	8,33	0,9			n.s.
Halbtrockenrasen	0	0	-0,7	1	8,33	0,6			n.s.
Brachen von Halbtrockenrasen	0	0	-	0	0	-			-
Äußere Waldränder	7	77,78	3,4	1	8,33	-1,7			sig.
Innere Waldränder	1	11,11	0,3	1	8,33	-0,1			n.s.
Sukzessionsflächen	0	0	-2,0	9	75,00	1,7			n.s.
Lichte Kiefernwälder	0	0	-	0	0	-			-
Laubmischwälder	0	0	-	0	0	-			-
Feuchtwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nieder- und Mittelwälder	0	0	-	0	0	-			-
Nutzung							1,66	1	n.s.
Brache	9	100	0,3	10	0,83	-0,3			n.s.
Schafweide	0	0	-	0	0	-			-
Pferde-/Kuhweide	0	0	-	0	0	-			-
Mahd 1	0	0	-0,9	2	16,67	0,8			n.s.
Mahd 2	0	0	-	0	0	-			-

Legende: Chi-Quadrat-Test mit Fehlerquadratsumme (χ^2) und Freiheitsgraden (df): * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant, sig. = signifikant (Residuen > 2 bzw. < -2). SR = Standardisierte Residuen.

Der sehr großflächige Bezugsraum Schwarzwald wurde nur stichprobenhaft in ehemals bekannten Habitaten im Nordschwarzwald sowie an geeignet erscheinenden Stellen im Südschwarzwald untersucht. *E. ligea* ist aktuell auf den südlichen Teil des Schwarzwaldes beschränkt und im Nordschwarzwald ausgestorben. Der Südschwarzwald stellt das Verbreitungszentrum von *E. ligea* in Baden-Württemberg dar, hier kann die Art flächendeckend und regional häufig angetroffen werden. Bei den besiedelten Habitaten handelt es sich häufig um äußere Waldsäume, die aufgrund ihrer linienartigen Struktur nur schwer abgrenzbar sind; so ergibt sich viel eher ein Netzwerk aus besiedelbaren Korridoren, die gut untereinander verknüpft, jedoch für sich gesehen eher kleinflächig sind (Abb. 4.72). Die Habitate können sowohl eben als auch hanggeneigt liegen. Alle besiedelten *Patches* unterliegen keiner regelmäßigen Nutzung und können als Brachen gelten.

Die Mikrohabitate zeichnen sich durch recht hohe Deckungsgrade der Baumschichten und sehr geringe Deckungsgrade der Streuschicht aus, während Kraut- und Mooschichten im Durchschnitt liegen. Die durchschnittliche Sonnenscheindauer liegt bei nur 6,1 h. Als Wirtspflanzen werden *L. sylvatica* und

möglicherweise noch andere Arten aus der Gattung *Luzula* genutzt, was durch Eiablage-Beobachtungen belegt ist. *B. pinnatum* und *Molinia* spp. konnten an den Fundorten im Schwarzwald nicht nachgewiesen werden.



Abb. 4.74 : Von *E. ligea* besiedelte Habitate im Schwarzwald.

Abb. 4.72: Von *E. ligea* besiedelte Habitate im Südschwarzwald.

Oben links: Anmoorige Waldsäume im Südschwarzwald bei Breitnau (MTB 8014). An diesem bodenfeuchten, mit Seggen bestandenen Waldrand war *E. ligea* vereinzelt anzutreffen. Ob auch das Larvalhabitat in diesem Bereich zu suchen ist, muss offen bleiben.

Oben rechts: Lichte Waldbereiche auf dem Feldberg (MTB 8114). Die lichten Fichtenwälder, die reich an der Wirtspflanze *L. sylvatica* sind, werden im Naturschutzgebiet des Feldbergs individuenreich von *E. ligea* besiedelt. Neben dieser Art war hier auch das Braunauge (*Lasiommata maera*) anzutreffen.

Unten links: Waldwege im Südschwarzwald bei Furtwangen (MTB 7914). Sehr typisches Habitat für *E. ligea* im Südschwarzwald. Die mäßig blütenpflanzen- und gräserreichen Waldwegsäume und angrenzende, eher dunkle Fichtenwälder werden von *E. ligea* regelmäßig befliegen. An derartigen Stellen ist im Südschwarzwald mit hoher Wahrscheinlichkeit mit der Art zu rechnen.

Unten rechts: Äußerer Waldsaum im Südschwarzwald bei Vöhrenbach (MTB 7916). Wiederum ein krautreicher Waldrand mit guten Beständen der Wirtspflanze *L. sylvatica*. In diesem Habitat konnte auch die Eiablage von *E. ligea* an *L. sylvatica* beobachtet werden.

4.3.5 Ansprüche der Larvalstadien an Mikroklima und -struktur der Habitate (Hypothesen 3, 5)

4.3.5.1 Wirtspflanzen

Aufgrund des meist vereinzelt auftretens und der geringen Standorttreue von *E. ligea* sind Eiablagebeobachtungen und Larvalnachweise sehr selten. Aus Deutschland liegt nur eine belegte Wirtspflanze (bzw. Eiablagepflanze) vor (ZAPP 2010). Die Eiablage erfolgte an *Luzula sylvatica* in einen Dominanz-Bestand dieser Pflanzen. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die in der Literatur genannten Wirtspflanzen (Tab. 4.217):

Tab. 4.217: Von *E. ligea* genutzte, im Freiland bestätigte Wirtspflanzen nach Regionen.

Wirtspflanze/Quelle	Region
<i>Carex sylvatica</i> ^{1, 2, 3, 4}	Alpenregion
<i>Carex strigosa</i> ⁴	Alpenregion
<i>Sesleria</i> spp. (inkl. <i>S. coerulea</i> und <i>S. varia</i>) ^{1, 2, 3}	Alpenregion
<i>Luzula</i> spp. (inkl. <i>L. sylvatica</i>) ^{3, 5}	Mitteleuropa, Alpenregion
<i>Melica nutans</i> ³	Alpenregion

Legende: 1 = HUEMER (2004), 2 = SBN (1987), 3 = SONDEREGGER (2005), 4 = TOLMAN & LEWINGTON (1998), 5 = ZAPP (2010).

4.3.5.2 Eiablage-, Larval- und Mikrohabitat

WILKLUND (1984) vermutet, dass die Eiablage einzeln an verschiedene Substrate in Bodennähe im Waldesinneren, einige Meter von den bevorzugten Flugplätzen der Imagines entfernt, stattfindet. Jedoch war es dem Autor während seiner dreijährigen Untersuchungen nicht gelungen, eine Eiablage zu beobachten. Auch in einer in den Ardennen durchgeführten Studie war es den Autoren nicht möglich, Eiablagen von *E. ligea* zu beobachten, obwohl dies bei *E. aethiops* mehrfach gelang (GOFFART et al. 1999).

Dagegen gelangen Beobachtungen in anderen Regionen. Nach Beobachtungen in der Schweiz kittet das Weibchen die Eier einzeln knapp über dem Boden an dürre Grasblätter, seltener auch an andere dürre oder grüne Pflanzenteile. Die Raupen entwickeln sich dann vorwiegend im Waldesinneren oder am Waldrand unter weit ausladenden Ästen oder am Fuß größerer Bäume (SBN 1987, SONDEREGGER 2005).

Im Hunsrück (Rheinland-Pfalz) konnte die Eiablage von *E. ligea* an *L. sylvatica* beobachtet werden (ZAPP 2010). Die Eiablage fand dabei in einem Wegrandstreifen, der von einem Buchenforst und einzelnen randständigen Fichten begrenzt wird, in einen Dominanz-Bestand der Wirtspflanze statt. Das Eiablagehabitat ist teilbeschattet und weist ein luftfeuchtes Nischenklima auf. Das Ei selbst wurde dabei an trockene (letztjährige) Blätter von *L. sylvatica* gelegt. Derselbe Autor fand einen toten Falter mit nicht voll ausgebildeten Flügeln in einer Schneise in einem Dominanz-Bestand von *M. caerulea*, die als potentielle Wirtspflanze auch von WEIDEMANN (1995) erwähnt wird. Trotz vielstündiger Ei- und Larvalstadiensuche gelang es leider nicht, auch das Pfeifengras als Wirtspflanze zu belegen (ZAPP 2010).

Im Laufe der Untersuchungen konnte die Eiablage von *E. ligea* in zwei Fällen beobachtet werden, die in der Folge detailliert geschildert werden sollen (Tab. 4.218).

Tab. 4.218: Eiablagebeobachtungen von *E. ligea* in Baden-Württemberg.

Nr.	Bezugsraum	MTB-Blatt	Lokalität	Datum	Art der Beobachtung	Eiablagesubstrat
1	Schwarzwald	7916	Vöhrenbach, Waldsaum	12.07.11	Eiablage	<i>Luzula sylvatica</i> (verdorrt)
2	Schwäbische Alb	7919	Mahlstetten, Waldsaum	25.07.11	Eiablage	<i>Brachypodium pinnatum</i>

Am 12.07.2011 konnte im Südschwarzwald bei Vöhrenbach (MTB 7916) die Eiablage an *L. sylvatica* beobachtet werden. Mehrere Weibchen flogen entlang eines blütenreichen, süd- bis ostexponierten Fichtenwaldsaumes, der in den wechelschattigen Bereichen stellenweise dicht mit der Wirtspflanze bestanden war. Ein Weibchen ließ sich kurz in einen Dominanz-Bestand von *L. sylvatica* nieder und legte

ein Ei an einen vertrockneten Halm der Wirtspflanze. Das Eiablagehabitat zeichnet sich durch seine Einnischung im hintersten, ostexponierten Winkel des Waldsaumtes aus (Abb. 4.73, Abb. 4.74). Deshalb erhält der wechselschattige Bereich (65 % Baumdeckung) durchschnittlich nur 6 h Sonne pro Tag im Juni (Tab. 4.219). Die Krautschicht ist als recht lückig zu bezeichnen, eine Streuschicht ist kaum ausgebildet, wodurch viel Raum für Offenboden (Rohboden) entsteht (Tab. 4.220). Die Wirtspflanze *L. sylvatica* ist dominant vertreten.

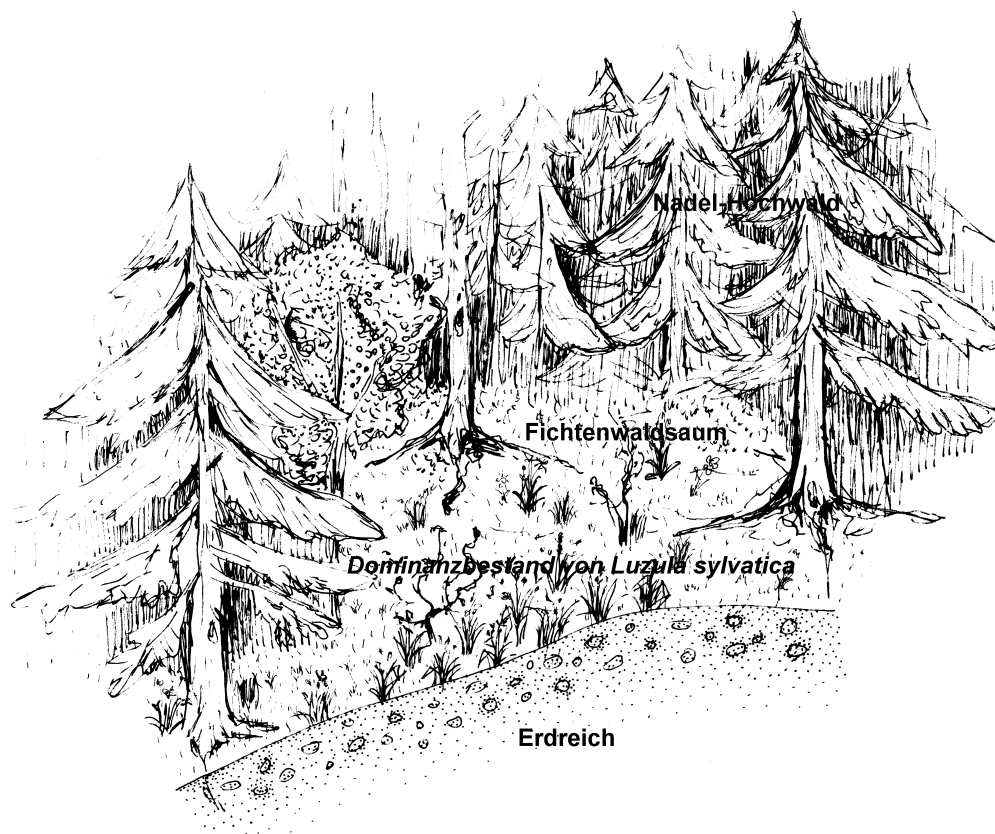


Abb. 4.73: Schematisiertes Eiablage- und Larvalhabitat von *E. ligea* im Schwarzwald. Am Waldsaum und im lichten Waldesinneren sind deckende Dominanzbestände von *Luzula sylvatica* ausgebildet. Der umgebende Nadelwald sorgt für ein teilbeschattetes, feuchtes Mikroklima.

Tab. 4.219: Abiotische Parameter in Habitaten mit Eiablagebeobachtungen von *E. ligea*.

Nr.	Habitattyp	Nutzung	Exposition	Inklination [°]	Sonnenscheindauer [h]
1	Strukturreicher Waldsaum	Brache	O	10,79	6,0
2	Strukturreicher Waldsaum	Brache	eben	0,76	8,0

Tab. 4.220: Deckungsgrade [%] der Vegetationsschichten in Habitaten mit Eiablagebeobachtungen von *E. ligea*.

Nr.	Baumschichten	Strauchschichten	Krautschicht	Mooschicht	Streuschicht	Offenboden	Wirtspflanze
1	65,00	20,00	75,00	50,00	5,00	10,00	33,33
2	25,00	25,00	90,00	85,00	70,00	0,00	23,33



Abb. 4.74: Eiablagestelle von *E. ligea* im Südschwarzwald bei Vöhrenbach (MTB 7916). Die Eiablage erfolgte im nach links hinten eingensichten Bereich, dessen Krautschicht hauptsächlich von *L. sylvatica* gebildet wird. Das Larvalhabitat ist auch schematisch in Abb. 4.75 dargestellt.

Auf der Schwäbischen Alb konnte am 25.07.2011 die Eiablage bei Mahlstetten (MTB 7919) an *B. pinnatum* beobachtet werden. Auch hier hielten sich zahlreiche Falter am blüten- und gräserreichen Wald- und Wegrandsaum auf und flogen in unregelmäßigen Abständen in die lichten Waldbereiche hinein. Ein Weibchen ließ sich bis in diese Lichtwaldbereiche hinein verfolgen und setzte sich in eine streureiche, hauptsächlich von *B. pinnatum* geprägte Gräserfazies (Abb. 4.75, Abb. 4.76). Hier krabbelte es einige Zeit herum, um dann ein Ei an den mehr basalen Bereich eines diesjährigen Blattes der Fiederzwenke zu legen. Der lichte (25 % Baumdeckung), eben liegende Waldsaum erhält durchschnittlich 8,0 h Sonne pro Tag (Tab. 4.219). Das Mikrohabitat zeichnet sich durch hohe Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschicht aus und ähnelt damit den Larvalhabitaten von *E. aethiops* (Tab. 4.220). Die Wirtspflanze *B. pinnatum* ist dominant vertreten.

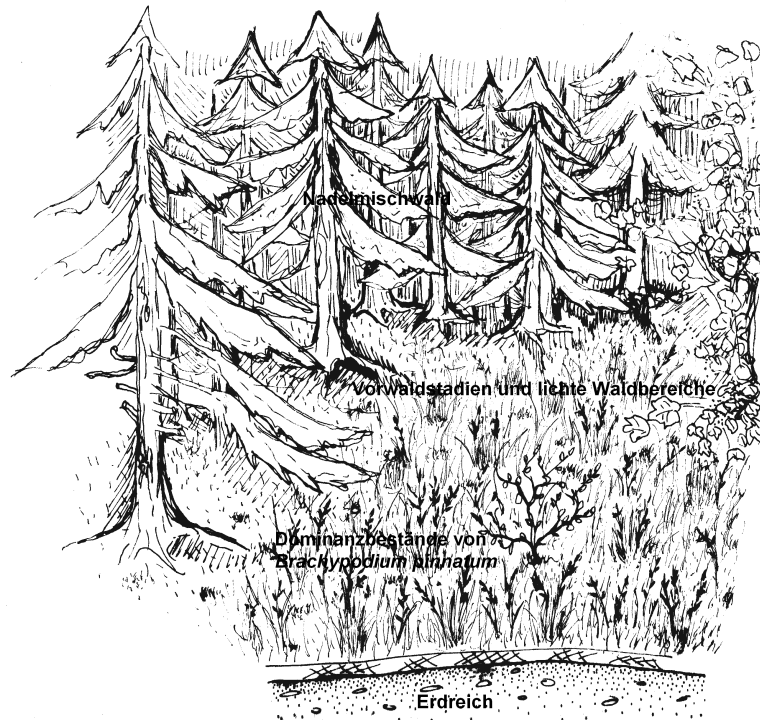


Abb. 4.75: Schematisiertes Eiablage- und Larvalhabitat von *E. ligea* auf der Schwäbischen Alb. Dominanzbestände von *Brachypodium pinnatum* bilden den Unterwuchs im weitläufigen Übergang vom Waldsaum zum Hochwald. Das Larvalhabitat ähnelt damit sehr demjenigen von *E. aethiops*, liegt jedoch einige Meter weiter im Waldesinneren.



Abb. 4.76: Eiablagestelle von *E. ligea* auf der Schwäbischen Alb bei Mahlstetten (MTB 7919). Die Eiablage erfolgte in den streureichen Dominanz-Bestand von *B. pinnatum*. Der lichte Waldbereich wird von nur wenigen kleineren Büschen und Bäumen abgeschattet. Auch dieses Larvalhabitat wird schematisch in Abb. dargestellt.

4.3.6 Analyse von Klimaparametern (Hypothesen 1, 4)

Die Präferenz für kühle, kontinental geprägte Regionen ist für *E. ligea* eindeutig nachweisbar (Tab. 4.221). Mit Ausnahme der Jahresamplitude weisen alle Parameter höchst signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten auf.

Tab. 4.221: Klimaparameter in von *E. ligea* besiedelten und unbesiedelten Habitaten. Alle Parameter weisen höchst signifikante Unterschiede auf.

Parameter	Durchschnitt \pm SD		Mann Whitney U	P
	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 427)		
Klimaindex	4,36 \pm 1,1	5,81 \pm 0,8	2562,5	***
Jahresmitteltemperatur [°C]	6,8 \pm 1	8,1 \pm 1	2414,0	***
Mitteltemperatur Juli [°C]	16,1 \pm 1	17,1 \pm 1	4260,5	***
Mitteltemperatur Januar [°C]	-1,5 \pm 1	-0,5 \pm 1	2822,0	***
Jahresamplitude [°C]	17,6 \pm 1	17,7 \pm 0	9116,0	n.s.
Anzahl Sommertage	19,4 \pm 8	31,9 \pm 7	2549,5	***
Anzahl Eistage	32,8 \pm 7	23,8 \pm 6	3387,0	***
Anzahl Frosttage	121,4 \pm 14	102,6 \pm 13	3009,5	***
Anzahl Tage mit Schneedecke	82,6 \pm 25	53,1 \pm 16	3143,0	***
Tage seit Jahresbeginn bis Schneeglöckchenblüte	70,9 \pm 10	60,0 \pm 6	3293,5	***
Tage seit Jahresbeginn bis Apfelblüte	134,9 \pm 7	126,2 \pm 6	2784,0	***
Niederschlag Vegetationsperiode (Mai-Juli) [mm]	375,5 \pm 115	276,2 \pm 41	3137,0	***

Legende: Mittelwertvergleich mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant.

Die untersuchten Regionen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer klimatischen Ausprägung auch für die für *E. ligea* überprüften Habitate (Tab. 4.222). Dabei ist das Albvorland signifikant am wärmsten, gefolgt von den Oberen Gäuen und den eine Gruppe bildenden Bezugsräumen Oberschwaben, Schwäbische Alb und Schwarzwald. In besiedelten Habitaten sind die der Schwäbischen Alb signifikant wärmer als besetzte *Patches* in Oberschwaben und im Schwarzwald.

Sowohl in Oberschwaben als auch im Schwarzwald bestehen signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Flächen. Die besiedelten Habitate liegen jeweils in deutlich kühleren und kontinentaler geprägten Regionen.

Tab. 4.222: Klimaindex untersuchter Habitate getrennt nach Bezugsräumen.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	6,53 ^c \pm 0,4	-	6,53 \pm 0,4	-	-
Obere Gäue	6,05 ^b \pm 0,3	-	6,05 \pm 0,3	-	-
Oberschwaben	5,12 ^a \pm 0,9	3,18 ^a \pm 1,2	5,38 \pm 0,3	98,0	***
Schwäbische Alb	5,08 ^a \pm 0,4	5,04 ^b \pm 0,6	5,08 \pm 0,4	1362,5	n.s.
Schwarzwald	4,98 ^a \pm 1,2	3,83 ^a \pm 0,7	5,84 \pm 0,5	3,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.7 Komplexe Analysen

4.3.7.1 Binäre logistische Regression

In dieser Analyse wurden die Parameter in Hinblick auf Vorkommen von *E. ligea* getestet. Zweck der Analyse war es, zu überprüfen, welche Parameter für ein Vorkommen der Art entscheidend sind.

Test mit Habitatparametern

Bei ausschließlicher Auswahl von Habitatparametern ist die Analyse signifikant (Tab. 4.223). Die erklärte Gesamtvarianz liegt bei knapp unter 50 %. Immerhin 93 % aller Fälle konnten anhand der Parameter korrekt zugeordnet werden. Alle in die Analyse eingeflossenen Parameter wurden auch zuvor als wichtige Faktoren in der Unterscheidung zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* erkannt. Es handelt sich hierbei um eine Kombination von Mikro- und Makrohabitatparametern.

Test mit Klimaparametern

Die Analyse der Klimaparameter erreicht denselben Wert erklärter Varianz wie der Test mit Habitatparametern (Tab.4.223). Der Prozentsatz der Richtigen ist im Vergleich zu den Habitatparametern minimal erhöht. Mit der Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode und der Jahresmitteltemperatur wurden nur zwei Parameter in die Analyse integriert.

Test mit Habitat- und Klimaparametern

Bei der Kombination von Klima- und Habitatparametern steigt der Anteil erklärter Gesamtvarianz erheblich auf immerhin 60 % (Tab. 4.223). Auch der Prozentsatz korrekt zugeordneter Fälle erhöht sich nochmals. Unter den sechs in die Analyse eingeflossenen Parametern befinden sich jeweils drei Klima- und drei Habitatparameter. Mit dem Faktor Höhenlage ist ein weiterer Klimaparameter hinzugezogen worden, der zuvor bei alleiniger Verwendung der Klimadaten nicht berücksichtigt wurde. Überraschenderweise fehlt der Parameter „Deckungsgrad von *Luzula* spp.“, der unter den Habitatparametern zuvor als wichtigster Faktor erkannt wurde, in dieser Analyse komplett. Wahrscheinlich ist dies auf die gute Korrelation der Wirtspflanze mit Klimaparametern (Vorkommen von

Luzula spp. vor allem in den Höhenlagen des Schwarzwaldes und der Adelegg) zurückzuführen.

Tab. 4.223: Binäre logistische Regressionen getestet auf ein Vorkommen von *E. ligea*. Alle drei Analysen ergeben signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen.

	Habitat	Klima	Habitat + Klima
Konstante	-16,61	8,75	2,77
Chi- Quadrat/df/P	118,82/18/***	117,08/2/***	158,55/13/***
Nagelkerkes R- Quadrat	0,47	0,47	0,60
Prozentsatz der Richtigen	93,0	93,7	94,3
Parameter in Analyse	1 <i>Luzula</i> spp. Deckung 2 Biototyp 3 Moosschicht Deckung 4 Nutzung 5 Krautschicht Deckung 6 Sonnenscheindauer	1 Niederschlag Veg. 2 Jahresmitteltemperatur	1 Niederschlag Veg. 2 Jahresmitteltemperatur 3 Krautschicht Deckung 4 Biototyp 5 Höhenlage 6 Sonnenscheindauer

Legende: df = Anzahl der Freiheitsgrade, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Prozentsatz der Richtigen = durch die Analyse richtig zugeordnete Fälle (besiedelt/unbesiedelt). Parameter in Analyse = zur Zuordnung der Fälle verwendete Parameter (wichtigste Parameter). Veg. = Vegetationsperiode.

4.3.7.2 Diskriminanzanalyse

In dieser Analyse wurde für *E. ligea* getestet, welche Faktoren bestimmenden Einfluss auf ein Vorkommen der Art haben. In drei Schritten wurden zuerst ausschließlich Habitatparameter getestet, darauf ausschließlich Klimaparameter und zuletzt alle Parameter zusammen.

Test mit Habitatparametern

Bei ausschließlicher Analyse der Habitatparameter ergibt sich ein recht geringer Eigenwert (erklärter Anteil der Gesamtvarianz) der Analyse (Tab. 4.224). Trotzdem werden über 90 % der Fälle richtig zugeordnet. Als wichtigster diskriminierender Faktor ist der Deckungsgrad der Wirtspflanzen-Gattung *Luzula* zu nennen.

Test mit Klimaparametern

Die Analyse der Klimaparameter erreicht einen geringfügig höheren Eigenwert als der Test mit Habitatparametern (Tab. 4.224). Die Anzahl korrekt identifizierter Fälle liegt jedoch, ebenfalls nur geringfügig, niedriger als bei voriger Analyse. Wichtige diskriminierende Faktoren sind die Mitteltemperatur im Januar, die Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode und die Jahresmitteltemperatur.

Test mit Habitat- und Klimaparametern

Bei der Kombination von Klima- und Habitatparametern wird ein deutlich erhöhter Eigenwert der Analyse erreicht (Tab. 4.224). Ebenso steigt die Anzahl richtig zugeordneter Fälle auf 91,3 %. Auch für *E. ligea* führt also eine Kombination von Klima- und Habitatparametern zum besten Ergebnis. Unter den neun diskriminierenden Parametern finden sich fünf Habitat- und vier Klimaparameter. Die größte diskriminierende Kraft geht von der Jahresmitteltemperatur aus, gefolgt von der Mitteltemperatur im Januar und der Niederschlagsmenge während der Vegetationsperiode. Habitatparameter spielen im Gegensatz dazu eine wesentlich geringere Rolle.

Tab. 4.224: Diskriminanzanalyse getestet auf ein Vorkommen von *E. ligea*. Alle drei Analysen ergeben signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen.

Eingegebene Parameter	Habitat	Klima	Habitat + Klima
Eigenwert der Analyse	0,31	0,42	0,58
Chi-Quadrat, df, P	127,27/6/***	165,49/4/***	214,13/9/***
Anteil richtig vorhergesagter Fälle [%]	90,3	88,6	91,3
Parameter in der Analyse (Standardisierte kanonische Diskriminanzkoeffizienten)	1 <i>Luzula</i> spp. (0,77) 2 Moosschicht (0,37) 3 Krautschicht Deckung (0,29) 4 <i>Molinia</i> spp. (-0,25) 5 Sonnenscheindauer (-0,30) 6 Biototyp (-0,28)	1 Niederschlag Veg. (0,75) 2 Beginn Apfelblüte (0,44) 3 Mitteltemp. Januar (0,80) 4 Jahresmitteltemp. (-0,73)	1 Niederschlag Veg. (0,42) 2 <i>Luzula</i> spp. (0,33) 3 Jahresmitteltemp. (-0,64) 4 Nektarpflanzenvert. (-0,32) 5 Mitteltemp. Januar (0,62) 6 <i>B. sylvaticum</i> (-0,22) 7 Höhenlage (0,39) 8 Sonnenscheindauer (-0,20) 9 Moosschicht (0,16)

Legende: df = Anzahl der Freiheitsgrade, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Fälle [%] = durch die Analyse richtig zugeordnete Fälle (besiedelt/unbesiedelt). Parameter in Analyse = zur Zuordnung der Fälle verwendete Parameter (diskriminierende Parameter). Veg. = Vegetationsperiode.

4.3.7.3 Hauptkomponentenanalyse

Zweck der Analyse war es, herauszufinden, welche Parameter sich aufgrund ihrer Ähnlichkeit zueinander zu sogenannten Hauptkomponenten zusammenfassen lassen und wie diese Hauptkomponenten auf die Wahrscheinlichkeit eines Vorkommens der Art wirken.

Für *E. ligea* gelten dieselben Analysedaten und Hauptkomponenten wie für *E. aethiops*, da jeweils die selben Habitate und Parameter untersucht wurden. Die Tabelle zur Hauptkomponentenanalyse entspricht somit Tab. 4.145.

Die Vorkommen von *E. ligea* sind in fast allen Fällen verknüpft mit hohen Werten von Hauptkomponente 1 (Klimaparameter) (Abb. 4.77). Weniger eindeutig verteilt sind besiedelte *Patches* nach Hauptkomponente 2 (Mikrohabitatparameter). Meist liegen diese bei Werten zwischen -1 und +1. Unbesiedelte Flächen verteilen sich nach Hauptkomponente 1 eindeutig auf Werte kleiner 1.

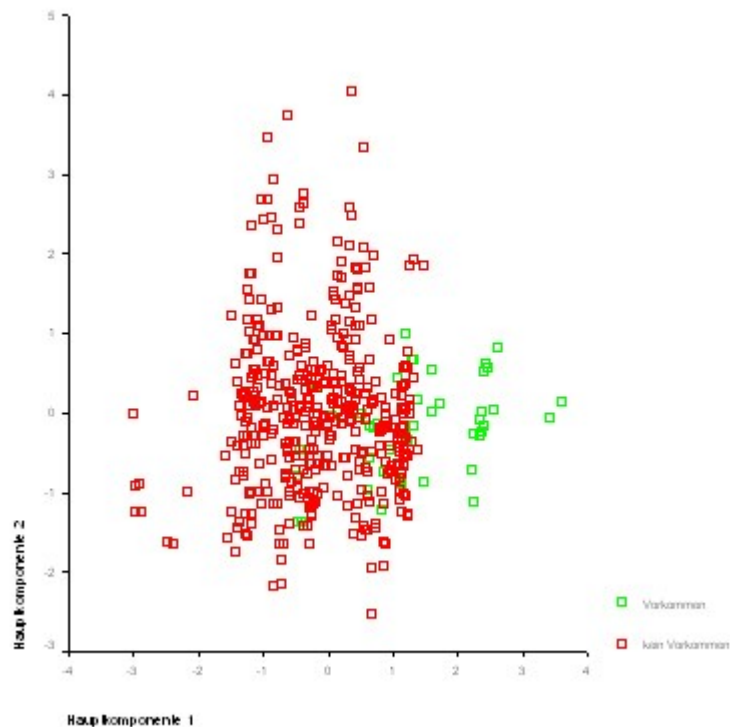


Abb. 4.77: Hauptkomponentendiagramm für *E. ligea* mit eingetragenen Vorkommen. Besiedelte Patches aggregieren sich bevorzugt bei hohen Werten der Hauptkomponente 1. Einzelwerte zu den Hauptkomponenten finden sich in Tab. 4.145.

4.3.7.4 Habitatqualität

Das genaue Vorgehen zur Berechnung der Punktwerte ist unter 3.3 und 3.7 ausführlich beschrieben. Zur Bestimmung der Habitatqualität für *E. ligea* wurden nur vier Parameter ausgewählt (Tab. 4.225). Nicht berücksichtigt wurden die in der Diskriminanzanalyse ebenfalls als signifikant bewerteten Parameter „Habitattyp“ und „Deckungsgrad von *Molinia* spp.“. Diese Nichtberücksichtigung soll hier kurz begründet werden:

Der Habitattyp als kategoriale Variable wird wiederum am besten durch eine Kombination der in die Analyse aufgenommenen Parameter erklärt, weshalb eine Aufnahme einer Dopplung gleich käme. Deutlich schwieriger zu bewerten ist die Herausnahme der potentiellen Wirtspflanzen-Gattung *Molinia*. Ein Vorkommen von *E. ligea* ist negativ korreliert mit dem Auftreten dieser Pflanzengattung. Hierbei dürfte es sich jedoch um eine Scheinkorrelation handeln, denn *Molinia* spp. treten häufig exakt dort auf, wo der Falter mittlerweile erloschen ist, so etwa im Albvorland (Schönbuch und Glemswald) oder in den wärmeren Regionen Oberschwabens. Es handelt sich hierbei um atlantisch geprägte und warme Bezugsräume. Das Verschwinden von *E. ligea* dürfte damit viel eher mit der schlechten klimatischen Eignung als mit dem Vorkommen der potentiellen Wirtspflanze zusammenhängend. Vielmehr wird vermutet, dass *E. ligea* Pfeifengras-Arten an den ehemaligen Vorkommensstellen durchaus als

Wirtspflanze nutzen konnte. Eine Verwendung von *Molinia* spp. als Ausschlusskriterium für ein Vorkommen der Art wäre deshalb wenig sinnvoll.

Folgende vier Parameter wurden in die Analyse mit einbezogen (Tab. 4.225):

Tab. 4.225: Ausgewählte Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von *E. ligea* an ihren Lebensraum am besten beschreiben. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Parameter	Faktor	0	1	2	3	4	5
Deckungsgrad von <i>Luzula</i> spp. [%]	1,77	-	-	-	0	< 10	> 10
Deckungsgrad der Moosschicht [%]	1,37	0	1-20	21-40	41-60	61-80	> 80
Sonnenscheindauer [h]	1,30	> 9,0	8,1-9	7,6-8	7,1-7,5	6,5-7	< 6,5
Deckungsgrad der Krautschicht [%]	1,29	< 50	50-60	61-70	71-80	81-90	> 90

Legende: Faktor aus Diskriminanzanalyse, Punktwerte (0-5) berechnet aus Verteilung der Vorkommen von *E. ligea*. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass der Wert nicht existiert. Die Gründe für die fehlende Bewertung werden im Methodenteil erläutert.

Die Auswahl dieser vier Parameter (und ihrer Faktorladungen) soll kurz begründet werden:

Der wichtigste Faktor ist das Auftreten der Wirtspflanzen-Gattung *Luzula*. Diese spielt allerdings nur im Schwarzwald und auf der Adelegg eine wichtige Rolle, während aus den anderen Bezugsräumen Vorkommen ohne Auftreten dieser Pflanzengattung bekannt geworden sind. Damit ist ein Vorhandensein von *Luzula* spp. keine notwendige Bedingung für ein Vorkommen von *E. ligea*. Aus diesem Grund wurde die Bewertung auf eine Punktevergabe von 3-5 beschränkt.

Der Deckungsgrad der Moosschicht dient als wichtiger Feuchtigkeitsspeicher und gewährleistet die benötigten mikroklimatischen Bedingungen für die Larvalstadien. Er ist für *E. ligea* von besonderer Bedeutung, da häufig eine deckende Streuschicht fehlt. Die Abstufung erfolgte in 20 %-Schritten, unterhalb eines Deckungsgrades von 20 % wurden keine aktuellen Vorkommen von *E. ligea* bekannt.

Ein Auftreten von *E. ligea* ist ebenfalls negativ korreliert mit der Länge der Sonnenscheindauer. Die Art bevorzugt die wechelschattigen Lagen und ist seltener an halboffenen bis offenen Saumstrukturen anzutreffen als etwa *E. aethiops*. Vorkommen in Habitaten mit über neunstündiger potentieller Besonnungsdauer im Juni wurden nicht bekannt. Auch bei potentiellen Sonnenscheindauern < 4 h dürfte sich die Habitateignung für *E. ligea* aufgrund von Verschattung signifikant verschlechtern. Da jedoch Habitate mit derart niedrigen potentiellen Sonnenscheindauern nicht untersucht wurden, kann auf eine detailliertere Aufschlüsselung verzichtet werden.

Als vierter wichtiger Faktor wurde der Deckungsgrad der Krautschicht identifiziert. Hierbei sind wiederum hoher Deckungsgrade von Vorteil für *E. ligea*, da sie ebenfalls zu geeigneten, feucht-frischen mikroklimatischen Bedingungen für die Larvalstadien beitragen. Als Ausschlusskriterium dient ein Deckungsgrad kleiner 50 %, da in diesem Bereich keine Vorkommen von *E. ligea* bekannt sind.

Einige Parameter, die in den einfachen Analysen signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten Habitaten aufwiesen, spielten in den komplexen Analysen keine nennenswerte Rolle. Sie konnten deshalb nicht weiter berücksichtigt werden. Hierzu sind die Höhe der Krautschicht, der Überschirmungsgrad hoher Baumschichten (Baumschicht 1) und niedriger Strauchschichten (Strauchschicht 3), die Deckungsgrade der Streuschicht sowie der potentiellen Wirtspflanzen *C. epigejos*,

B. sylvaticum und *Carex* spp. zu zählen. Gerade der Parameter „Deckungsgrad Baumschicht 1“ hätte möglicherweise eine bessere Aufschlüsselung der Vorkommen von *E. ligea* ergeben. Es soll aber nicht vom bisher verwendeten Schema abgewichen werden, das aufgrund der Faktorladungen nur Parameter aus der Diskriminanzanalyse verwendet. Möglicherweise ist der Deckungsgrad hoher Baumschichten bereits durch den Parameter „Sonnenscheindauer“ hinreichend abgedeckt.

Ein ideales Habitat für *E. ligea* hätte auf Grundlage der genannten Parameter folgende Eigenschaften: Einen Deckungsgrad von *Luzula* spp. von mehr als 10 %, einen Deckungsgrad der Moosschicht von mehr als 90 %, eine potentielle Sonnenscheindauer im Juni von weniger als 6,5 h und einen Deckungsgrad der Krautschicht von mehr als 90 %.

Die Habitatqualität ist in besiedelten Habitaten höchst signifikant ($p < 0,001$) besser als in unbesiedelten (Tab. 4.226). Die durchschnittliche Qualität unbesiedelter Habitate liegt nur knapp über dem Minimalwert besiedelter Flächen, was darauf hindeutet, dass die eingeflossenen Parameter in guter Ausprägung vorhanden sein müssen, um ein Vorkommen von *E. ligea* zu ermöglichen.

Tab. 4.226: Qualität von *E. ligea* besiedelter und unbesiedelter Habitate. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

	Habitatqualität \pm SD	min. Habitatqualität	max. Habitatqualität
Besiedelt	19,58 \pm 3,3	14,43	26,07
Unbesiedelt	15,60 \pm 3,0	7,97	23,82

Unter den 50 besten Habitaten finden sich nur 19 besiedelte Habitate bei 31 unbesiedelten *Patches*. Dies ist zum einen darauf zurückzuführen, dass insgesamt nur 46 von *E. ligea* besiedelte Flächen in die Analysen mit aufgenommen werden konnten, zum anderen liefert diese Verteilung einen Hinweis darauf, dass die ausgewählten Habitatparameter die Ansprüche der Art nur beschränkt erklären können. Die besten Habitate sind demnach auf der Adelegg und im Südschwarzwald zu finden. Es folgen Flächen aus dem Tauber- und Bauland und aus der Oberrheinebene - Bezugsräume in denen *E. ligea* auch historisch nicht vorkam. Strukturell scheinen diese Habitate also durchaus geeignet, jedoch verhindern andere Einflussgrößen ein Vorkommen der Art in diesen Regionen. Auffällig ist außerdem der recht hohe Anteil ehemals besiedelter Flächen gerade in den mittlerweile (fast) verwaisten Regionen des Albvorlandes und Oberschwabens. Auch diese Verteilung belegt, dass die strukturelle Eignung in diesen ehemaligen Habitaten durchaus noch vorhanden ist und andere Einflussgrößen für das Verschwinden der Art verantwortlich sein müssen.

Tab. 4.227: Die 50 besten für *E. ligea* geeigneten Habitate aus rein strukturellen, das Habitat betreffenden Gesichtspunkten. Die Punktesumme gibt den summierten Wert aus den in Tab. 4.225 aufgezählten Parametern an. Der höchste potentielle Wert ist 28,7.

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
1	Oberschwaben	Eisenbach, östlich	Langentobel	1	26,07	90,84
2	Schwarzwald	Furtwangen, südlich	Magere Waldsäume und Feuchtbrache	1	25,59	89,16
3	Schwarzwald	Breitnau, nördlich	Anmoorige Waldsäume	1	25,59	89,16
4	Oberschwaben	Eisenbach, südlich	Eisenbacher Tobel	1	24,70	86,06
5	Oberschwaben	Rohrdorf, östlich	Rohrdorfer Tobel	1	24,70	86,06
6	Oberschwaben	Ratzenhofen, östlich	Schleifertobel	1	24,30	84,67
7	Schwarzwald	Wildgutach, östlich	Lichte Waldränder	1	24,22	84,39
8	Schwäbische Alb	Klein-Engstingen, südl.	813	0	23,82	83,00
9	Tauber- und Bauland	Sachsenflur, südlich	Rebhälden	0	23,81	82,96
10	Albvorland	Schönaich, südl.	113	0 (1)	23,74	82,72
11	Tauber- und Bauland	Bad Mergentheim	Braunstall	0	23,74	82,72
12	Oberschwaben	Eisenbach, südlich	Eisenbacher Tobel (Südteil)	1	23,41	81,57
13	Oberschwaben	Eisenbach, nördlich	Butzaustobel	1	23,40	81,53
14	Schwarzwald	Vöhrenbach, süd-östlich	Lichte Waldränder	1	23,33	81,29
15	Albvorland	Waldenbuch, süd-westl.	126	0	22,51	78,43
16	Schwäbische Alb	Jungnau, südl.	NEU20	0	22,51	78,43
17	Oberschwaben	Brunnen, nördlich	Lichter Laubmischwald	1	22,44	78,19
18	Oberschwaben	Scheer, nördl.	1218	0	22,44	78,19
19	Oberschwaben	Fuchsloch, östl.	2004	0 (1)	22,44	78,19
20	Schwarzwald	Titisee-Neustadt, nördlich	Magere Waldsäume und Feuchtwiese	1	21,96	76,52
21	Schwarzwald	Feldberg	NSG Feldberg	1	21,96	76,52
22	Albvorland	Bebenhausen, östlich	Kirnbachtal	0 (1)	21,95	76,48
23	Schwäbische Alb	Jungingen, östlich	Köhlberg	1	21,54	75,05
24	Oberschwaben	Wangen i. A., nördl.	Untere Argen	0 (1)	21,23	73,97
25	Oberschwaben	Reute, süd-westl.	80	0	21,23	73,97
26	Albvorland	Schönaich, nördl.	98	0 (1)	21,22	73,94
27	Schwäbische Alb	Klein-Engstingen, südl.	812	0	21,22	73,94
28	Schwäbische Alb	Kettenacker, südl.	1196	0	21,22	73,94
29	Schwäbische Alb	Jungnau, südl.	1177	0	21,22	73,94
30	Obere Gäue	Gechingen, nördl.	526	0	21,16	73,73
31	Oberschwaben	Steinhausen, westl.	NSG Steinhauser Ried	0 (1)	21,16	73,73
32	Oberschwaben	Waltershofen, östlich	Sackhof	0	21,16	73,73
33	Schwäbische Alb	Zang, westlich	Gemeintal	1	21,15	73,69
34	Schwäbische Alb	Klein-Engstingen, östl.	781	0	21,15	73,69
35	Oberrheinebene	Hartheim, nördlich	Pfannenschmidtsköpfe	0	21,14	73,66
36	Oberschwaben	Minderreuti, westl.	1260	0	21,14	73,66
37	Schwarzwald	Kaltenbronn	Kaltenbronn	0 (1)	20,72	72,20
38	Oberschwaben	Blockwiesen, östlich	Ulmertal	1	20,33	70,84
39	Oberschwaben	Eisenbach, östlich	Kreuzleshöhe	1	20,19	70,35
40	Schwarzwald	Furtwangen, südlich	Lichte Waldränder	1	20,19	70,35
41	Albvorland	Schönaich, nördl.	100	0 (1)	19,94	69,48
42	Schwäbische Alb	Ohnastetten, südl.	762	0	19,94	69,48
43	Obere Gäue	Mühlingen, süd-westl.	1344	0	19,93	69,44

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
44	Oberschwaben	Ummendorf, süd-westl.	1352	0	19,93	69,44
45	Schwäbische Alb	Harthausen, westl.	1183	0	19,93	69,44
46	Schwäbische Alb	Trochtelfingen, nördl.	830	0	19,93	69,44
47	Oberschwaben	Beuren, nördl.	NSG Fetzach-Taufachmoos	0 (1)	19,92	69,41
48	Oberschwaben	Vogt, südl.	NSG Neuhauser Moos – Mollenweiher	0	19,92	69,41
49	Schwäbische Alb	Nendingen, nördlich	NSG Kraftstein	1	19,92	69,41
50	Schwäbische Alb	Salmendingen, westl.	859	0	19,92	69,41

Legende: Vorkommen: 1 = Art aktuell vorhanden, 0 = Art aktuell nicht vorhanden, (1) = Art ehemals vorhanden.
abs. = absolut, rel. = relativ.

Die Habitatqualität ist in den verschiedenen Bezugsräumen durchaus unterschiedlich (Tab. 4.228). Während sie im Albvorland und in den Oberen Gäuen eher schlecht und auf der Schwäbischen Alb mittelmäßig ist, verfügen Oberschwaben und der Schwarzwald über sehr gut geeignete Habitate. So ist die Habitatqualität im Schwarzwald signifikant besser als im Albvorland und in den Oberen Gäuen und in Oberschwaben signifikant besser als in den Oberen Gäuen. In besiedelten *Patches* ist die Habitatqualität in Oberschwaben und im Schwarzwald im Vergleich zur Schwäbischen Alb signifikant erhöht. In allen drei Bezugsräumen mit aktuellen Vorkommen von *E. ligea* sind besiedelte Habitate von signifikant besserer Qualität als unbesiedelte.

Tab. 4.228: Qualität untersuchter Habitate getrennt nach Bezugsräumen. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	15,52 ^{a, b} \pm 3,0	-	15,52 \pm 3,0	-	-
Obere Gäue	14,91 ^a \pm 2,7	-	14,91 \pm 2,7	-	-
Oberschwaben	16,89 ^{b, c} \pm 3,4	22,22 ^b \pm 3,0	16,20 \pm 2,7	64,5	***
Schwäbische Alb	16,16 ^{a, b, c} \pm 2,8	17,54 ^a \pm 2,0	15,87 \pm 2,8	1048,0	**
Schwarzwald	17,88 ^c \pm 5,3	22,25 ^b \pm 2,3	14,61 \pm 4,3	5,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * $P \leq 0,05$, ** $P \leq 0,01$, *** $P \leq 0,001$, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

4.3.7.5 Lebensraumqualität anhand von Klima- und Habitatparametern

Nach Integration der Klimaparameter entsteht ein komplett neu geordnetes Bild der Parameter, die die Lebensraumqualität für *E. ligea* am besten abbilden (Tab. 4.229). Die vier wichtigsten Parameter mit den höchsten Faktorladungen sind allesamt Klimavariablen. Hierauf folgen die auch zuvor in der Habitatanalyse verwendeten vier Habitatparameter. Die folgenden acht Parameter (mit Faktorladungen) wurden hierfür berücksichtigt (Tab. 4.229):

Tab. 4.229: Ausgewählte Klima- und Habitatparameter, die in ihrer Kombination die Ansprüche von *E. ligea* an ihren Lebensraum am besten beschreiben. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Parameter	Faktor	0	1	2	3	4	5
Jahresmitteltemperatur [°C]	1,64	> 8,5	8,1-8,5	7,6-8,0	7,1-7,5	6,5-7	< 6,5
Mitteltemperatur Januar [°C]	1,62	> -0,2	-0,2 - -0,5	-0,6 - -0,9	-1,0 - -1,3	-1,4 - -1,7	< -1,7
Niederschlagssumme Veg. [mm]	1,42	< 250	250-275	276-300	301-325	326-350	> 350
Höhenlage [m NN]	1,39	< 500	500-575	576-650	651-725	726-800	> 800
Deckungsgrad von <i>Luzula</i> spp. [%]	1,33	-	-	-	0	< 10	10-100
Deckungsgrad von <i>B. sylvaticum</i> [%]	1,22	-	-	-	> 10	1-10	0
Sonnenscheindauer [h]	1,20	> 9	8,1-9	7,6-8,0	7,1-7,5	6,5-7,0	< 6,5
Deckungsgrad der Moosschicht [%]	1,16	0	1-20	21-40	41-60	61-80	81-100

Legende: Faktor aus Diskriminanzanalyse, Punktwerte (0-5) berechnet aus Verteilung der Vorkommen von *E. ligea*. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass der Wert nicht existiert. Die Gründe für die fehlende Bewertung werden im Methodenteil erläutert.

Für die Analyse musste kein Parameter entfernt werden, da keine Unstimmigkeiten zwischen den Ergebnissen der einfachen Signifikanztests und der Diskriminanzanalyse auftraten. Die ausgewählten Variablen dürften die Ansprüche von *E. ligea* sehr exakt widerspiegeln. Aufgrund der engen Korrelation von Vorkommen von *E. ligea* mit kühl-montanen Lagen erscheint die Verwendung von vier Klimaparametern mit hohen Faktorladungen als durchaus sinnvoll.

Die Lebensraumqualität ist in besiedelten Habitaten signifikant ($p > 0,001$) höher als in unbesiedelten (Tab. 4.230). Der Unterschied zwischen den beiden Mittelwerten ist dabei sehr groß, was auf die hohe Erklärungskraft der Variablen zurückgeführt werden kann (vgl. auch Diskriminanzanalyse).

Tab. 4.230: Klima- und Habitatqualität von *E. ligea* besiedelter und unbesiedelter Habitate. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

	Lebensraumqualität \pm SD	min. Lebensraumqualität	max. Lebensraumqualität
Besiedelt	40,55 \pm 8,4	22,72	54,90
Unbesiedelt	24,62 \pm 8,1	10,07	45,74

Durch Hinzunahme der Klimaparameter erhöht sich die Anzahl besiedelter Habitate unter den 50 besten auf 25 (Tab. 4.231). Erst an 18. Stelle findet sich das erste aktuell nicht von *E. ligea* besiedelte Habitat aus dem nördlichen Schwarzwald. Warum jedoch die Art im Nordschwarzwald verschwunden ist, bleibt weiterhin ungeklärt. Der erste *Patch* von dem niemals ein Vorkommen von *E. ligea* bekannt wurde, ist ein Waldsaum auf der Schwäbischen Alb der zumindest potentiell als temporär genutzter Lebensraum dienen könnte. Generell sind alle 50 Habitate in den Bezugsräumen Oberschwaben, Schwarzwald und Schwäbische Alb angesiedelt, was auf die gute klimatische Eignung zurückzuführen ist. Die aus Oberschwaben aufgeführten Habitate konzentrieren sich weitgehend auf die Adelegg und das sich westlich anschließende Allgäu. Aus dem restlichen, klimatisch weniger geeigneten und mittlerweile auch verwaisten Teil Oberschwabens ist erst an 50. Stelle ein ehemals besiedelter *Patch* aus dem Altdorfer Wald aufgeführt.

Tab. 4.231: Die 50 besten für *E. ligea* geeigneten Habitate bei einer Kombination von Klima- und Habitatparametern. Die Punktesumme gibt den summierten Wert aus den in Tab. aufgezählten Parametern an. Der höchste potentielle Wert ist 54,9.

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
1	Oberschwaben	Eisenbach, östlich	Langentobel	1	54,90	100,00
2	Oberschwaben	Eisenbach, südlich	Eisenbacher Tobel	1	52,52	95,66
3	Oberschwaben	Eisenbach, südlich	Eisenbacher Tobel (Südteil)	1	52,52	95,66
4	Oberschwaben	Rohrdorf, östlich	Rohrdorfer Tobel	1	52,35	95,36
5	Oberschwaben	Ratzenhofen, östlich	Schleifertobel	1	52,18	95,05
6	Schwarzwald	Breitnau, nördlich	Anmoorige Waldsäume	1	51,95	94,63
7	Schwarzwald	Feldberg	NSG Feldberg	1	51,42	93,66
8	Oberschwaben	Eisenbach, nördlich	Butzaustobel	1	50,10	91,26
9	Oberschwaben	Eisenbach, östlich	Kreuzleshöhe	1	50,09	91,24
10	Oberschwaben	Blockwiesen, östlich	Ulmertal	1	50,01	91,09
11	Schwarzwald	Feldberg	Magere Waldsäume	1	48,89	89,05
12	Schwarzwald	Furtwangen, südlich	Lichte Waldränder	1	48,47	88,29
13	Schwarzwald	Titisee-Neustadt, nördlich	Magere Waldsäume und Feuchtwiese	1	48,38	88,12
14	Schwarzwald	Furtwangen, südlich	Magere Waldsäume und Feuchtbrache	1	47,55	86,61
15	Schwarzwald	Vöhrenbach, süd-östlich	Lichte Waldränder	1	46,70	85,06
16	Oberschwaben	Eisenbach, östlich	Freifläche oberhalb Schustertobel	1	46,39	84,50
17	Schwarzwald	Wildgutach, östlich	Lichte Waldränder	1	46,39	84,50
18	Schwarzwald	Kaltenbronn	Kaltenbronn	0 (1)	45,74	83,32
19	Schwarzwald	Titisee-Neustadt, nördlich	Feuchtbrache	1	44,44	80,95
20	Schwäbische Alb	Groß-Engstingen, westl.	836	0	41,16	74,97
21	Schwäbische Alb	Zang, westlich	Gemeintal	1	41,03	74,74
22	Schwäbische Alb	Klein-Engstingen, südl.	813	0	40,69	74,12
23	Schwäbische Alb	Tieringen, südlich	Kriegäcker	1	40,18	73,19
24	Schwäbische Alb	Udingen, südl.	1252	0	40,06	72,97
25	Schwäbische Alb	Groß-Engstingen, süd-westl.	834	1	39,92	72,71
26	Schwäbische Alb	Udingen, südl.	1253	0	39,90	72,68
27	Oberschwaben	Rohrdorf, östl.	Adelegg	0 (1)	39,51	71,97
28	Schwäbische Alb	Kettenacker, südl.	1196	0	39,51	71,97
29	Schwäbische Alb	Trochtelfingen, nördl.	830	0	39,51	71,97
30	Schwäbische Alb	Nendingen, nördlich	NSG Kraftstein	1	39,50	71,95
31	Schwäbische Alb	Harras, nördlich	Straßenböschung	1	39,02	71,07
32	Schwäbische Alb	Groß-Engstingen, westl.	840	0	38,78	70,64
33	Schwäbische Alb	Zang, westlich	Wental und Felsenmeer	1	38,67	70,44
34	Schwäbische Alb	Zang, süd-westlich	Gnannental	1	38,63	70,36
35	Schwäbische Alb	Jungingen, östl.	NSG Bürgle	0 (1)	38,56	70,24
36	Schwäbische Alb	Salmendingen, westl.	NSG Kornbühl	0 (1)	38,52	70,16
37	Oberschwaben	Leutkirch, östlich	Glockenspeicher	0 (1)	38,43	70,00
38	Schwäbische Alb	Wilsingen, nördl.	1200	0	38,35	69,85
39	Schwäbische Alb	Kettenacker, südl.	1195	0	38,31	69,78
40	Schwäbische Alb	Gammertingen, süd-östl.	M331	0	38,31	69,78
41	Schwäbische Alb	Harthausen, westl.	1183	0	38,29	69,74
42	Schwäbische Alb	Klein-Engstingen, südl.	812	0	38,29	69,74

Nr.	Bezugsraum	Standort	Lfd.Nr	Vorkommen	Punktesumme	
					abs.	rel.
43	Schwäbische Alb	Kettenacker, nördl.	1197	0	38,27	69,71
44	Schwäbische Alb	Ringingen, süd-westl.	1247	0 (1)	38,08	69,36
45	Oberschwaben	Wangen i. A., nördl.	Argental, Autobahnauffahrt Wangen N.	0 (1)	38,01	69,23
46	Oberschwaben	Waltershofen, östlich	Sackhof	0	37,95	69,13
47	Schwäbische Alb	Ohnastetten, südl.	762	0	37,85	68,94
48	Oberschwaben	Vogt, südl.	NSG Neuhauser Moos – Mollenweiher	0	37,70	68,67
49	Oberschwaben	Beuren, nördl.	NSG Fetzach-Taufachmoos	0 (1)	37,70	68,67
50	Oberschwaben	Fuchsenloch, östl.	2004	0 (1)	37,52	68,34

Legende: Vorkommen: 1 = Art aktuell vorhanden, 0 = Art aktuell nicht vorhanden, (1) = Art ehemals vorhanden.
abs. = absolut, rel. = relativ.

Beim Blick auf die Bezugsräume fällt auf, dass nach Berücksichtigung der Klimaparameter das Albvorland und die Oberen Gäue über eine signifikant schlechtere Lebensraumqualität als die drei anderen Bezugsräume verfügen (Tab. 4.232). Diese ist in Oberschwaben, auf der Schwäbischen Alb und im Schwarzwald auf ähnlichem Niveau, wobei die relativ hohen Standardabweichungen in Oberschwaben und vor allem im Schwarzwald darauf hindeuten, dass starke Schwankungen in der Qualität der Lebensräume in struktureller oder klimatischer Hinsicht vorhanden sind.

In besiedelten Habitaten ist die Lebensraumqualität auf der Schwäbischen Alb signifikant niedriger als in Oberschwaben und im Schwarzwald. Das ist zum einen darauf zurückzuführen, dass auf der Schwäbischen Alb die als wichtiger Faktor erkannte Wirtspflanzen-Gattung *Luzula* spp. weitgehend fehlt und zum anderen die Habitate der Alb klimatisch etwas milder sind als die des Hochschwarzwaldes und der Adelegg.

In allen Bezugsräumen ist die Lebensraumqualität in besiedelten Habitaten signifikant höher als in unbesiedelten. Gerade in Oberschwaben und im Schwarzwald ist dieser Unterschied besonders deutlich. Auf der Schwäbischen Alb fällt die Differenz deutlich geringer aus, vor allem weil die hier gelegenen Habitate allesamt von einem recht gleichmäßigen Makroklima geprägt sind.

Tab. 4.232: Klima- und Habitatqualität untersuchter Habitate getrennt nach Bezugsräumen. Die Herleitung der Punktwerte findet sich in 3.3 und 3.7.

Bezugsraum	Durchschnitt \pm SD			Mann Whitney U	P
	Gesamt (n = 436)	Besiedelt (n = 46)	Unbesiedelt (n = 390)		
Albvorland	17,87 ^a \pm 4,6	-	17,87 \pm 4,6	-	-
Obere Gäue	19,58 ^a \pm 3,8	-	19,58 \pm 3,8	-	-
Oberschwaben	31,45 ^b \pm 7,4	47,39 ^b \pm 8,9	29,36 \pm 3,9	59,5	***
Schwäbische Alb	33,18 ^b \pm 4,7	34,99 ^a \pm 4,5	32,80 \pm 4,7	1127,0	**
Schwarzwald	32,90 ^b \pm 15,1	48,24 ^b \pm 2,4	21,39 \pm 8,6	1,0	***

Legende: Mittelwertvergleich (Besiedelt/Unbesiedelt) mit Mann-Whitney U Test, * P \leq 0,05, ** P \leq 0,01, *** P \leq 0,001, n.s. = nicht signifikant. Hochgestellte Buchstaben geben signifikant unterscheidbare Gruppenzugehörigkeiten (Gesamt: oneway, [df: 4], [***]; besiedelt: oneway [df: 2], [***]) nach Scheffé-Prozedur innerhalb der Bezugsräume an. Die komplette ANOVA-Tabelle ist im Anhang einzusehen. Der Bindestrich „-“ bedeutet, dass keine Daten vorhanden sind, da der Bezugsraum nicht mehr von der Art besiedelt ist.

5. Diskussion

Arealveränderungen von Insektenarten, insbesondere von mobilen Formen wie Schmetterlingen sind ein häufig auftretendes Phänomen (z. B. PARMESAN et al. 1999, ASHER et al. 2001, THOMAS, C. D. et al. 2001, FARTMANN et al. 2002, HILL et al. 2002). Diese können mit Lebensraumveränderungen (z.B. BOURN & THOMAS J. A. 2002, ANTHES et al. 2003, EICHEL & FARTMANN 2008) oder mit klimatischen Veränderungen (z.B. THOMAS, C. D. et al. 2001, KONVICKA et al. 2003, FARTMANN 2004) einhergehen. Auf Grundlage der Verbreitungsbilder der Arten lassen sich oft präzise und zutreffende Aussagen über klimatisch bedingte Arealveränderungen treffen (z.B. HILL et al. 1999, PARMESAN et al. 1999, HILL et al. 2002, SETTELE et al. 2008). Demnach sind vor allem Arten mit boreo-montanem oder arktisch-alpinem Verbreitungsareal durch den Klimawandel besonders gefährdet (WALTHER et al. 2002, PARMESAN & YOHE 2003, FARTMANN & HERMANN 2006). Über die genauen Hintergründe, die derartigen Arealregressionen zugrunde liegen, ist bisher jedoch kaum etwas bekannt. So kursieren zu dieser Thematik verschiedene Hypothesen deren Beleg jedoch noch aussteht. Häufig diskutiert wird beispielsweise die Unfähigkeit der Arten, aufgrund der zunehmenden Isolierung ihrer Lebensräume und der Auflösung von Metapopulationsstrukturen mit dem Klimawandel Schritt halten zu können (HICKLING et al. 2006, MALCOLM et al. 2002). Eine weitere Hypothese beschäftigt sich mit den zunehmend ungeeigneten Überwinterungsbedingungen für die Larvalstadien (FARTMANN & HERMANN 2006). Atlantisierung und Mediterranisierung des Klimas bringen höhere Wintertemperaturen und geringere Schneemengen mit sich. So scheint es möglich, dass höhere Energieverluste der Überwinterungsstadien durch die milderen Wintertemperaturen zu höheren Mortalitätsraten führen sowie erhöhte Verpilzungs- und Parasitierungsraten zur Folge haben könnten (IRWIN & LEE 2003, FARTMANN & HERMANN 2006, BALE & HAYWARD 2010). Auch das sogenannte „*microclimatic cooling*“, dem die Larvalstadien im nährstoffreichen Milieu im Frühjahr ausgesetzt sind, könnte eine erfolgreiche Entwicklung verhindern (WALLISDEVRIES & VAN SWAAY 2006).

Bei dokumentierten Rückgängen von *Erebia*-Arten wurde häufig ein klimatischer Einfluss vermutet, was angesichts des Verbreitungsbildes der gesamten Gattung nahe liegt (vgl. LAFRANCHIS 2000, SCHMITT 2002a, DIETRICH 2004, SONDEREGGER 2005, ALTERMATT et al. 2006, REINHARDT et al. 2007, SCHULTE et al. 2007). Allein die genauen Hintergründe dieser Rückgänge blieben unerkannt. Zahlreiche neuere Arbeiten betonen jedoch die wichtige Rolle der mikrostrukturellen und -klimatischen Verhältnisse am Entwicklungsort der Präimaginalstadien (z.B. DOLEK & GEYER 2000, ANTHES et al. 2003, FARTMANN 2004, 2006, FARTMANN & HERMANN 2006, DOLEK 2006, WALLISDEVRIES 2006). Neben dem Konzept der Metapopulationstheorie (HANSKI & C. D. THOMAS 1994, HANSKI 1998, BAUERFEIND et al. 2008) scheinen diese Faktoren wesentlich verantwortlich für Arealveränderungen von Schmetterlingsarten zu sein.

Auf Grundlage dieser Erkenntnisse und offenen Fragen werden nun in der Folge für jede Art gesondert die wichtigsten Ursachen und Gründe für die beobachteten Rückgänge sowie das aktuelle Verbreitungsbild genannt und diskutiert. Hieraus leiten sich Vorschläge zum Schutz der Arten und zur Pflege besiedelter Habitate ab, die im letzten Kapitel erörtert werden.

5.1 *E. medusa*

5.1.1 Hypothese 1 (Arealodynamik)

Dass der Rückgang von *E. medusa* tatsächlich stattgefunden hat, kann sowohl für den europäischen Kontinent im Allgemeinen als auch für Deutschland und für Baden-Württemberg im Speziellen anhand der ausgewerteten Literatur und der Funddaten bestätigt werden. Angrenzend an Deutschland wurde eine Arealregression im atlantisch geprägten Teil Frankreichs und in den Tieflagen der Schweiz beobachtet (ALTERMATT et al. 2006, LAFRANCHIS 2000, SONDEREGGER 2005). Innerhalb Deutschlands ist der Rückgang für fast jedes Bundesland belegt, wobei das atlantisch geprägte Flachland Norddeutschlands am stärksten betroffen ist (WEIDEMANN 1995, SCHMITT 2002a, DIETRICH 2004, FARTMANN 2004, THUST et al. 2006, REINHARDT et al. 2007, SCHULTE et al. 2007, CDL NIEDERSACHSEN 2009). Hinweise auf einen klimabedingten Rückgang existieren aus Sachsen, aus Rheinland-Pfalz und aus dem Saarland, wo jeweils Populationen in Tieflagen überproportional häufig ausgestorben sind (SCHMITT 2002a, DIETRICH 2004, REINHARDT et al. 2007, SCHULTE et al. 2007).

Für Baden-Württemberg konnte die Arealregression von *E. medusa* anhand der Auswertung von Funddaten und vor allem durch Begehung ehemaliger Nachweisorte belegt werden. An etwa 100, vornehmlich in den wärmeren und atlantisch geprägten Regionen (Oberrheinebene, Kraichgau und Neckarbecken, Tauberland, Kocher-Jagst-Region, Albvorland, Oberschwaben) angesiedelten ehemaligen Fundorten konnte die Art nicht mehr bestätigt werden. Mithilfe der Analysen zur Habitatqualität in den baden-württembergischen Bezugsräumen konnte belegt werden, dass im Kraichgau und Neckarbecken signifikant schlechtere Lebensbedingungen für *E. medusa* herrschen als in den übrigen Regionen. Dies kann außerdem für die Oberrheinebene angenommen werden. Dagegen konnten schlechtere Lebensraumbedingungen im Tauberland, im Albvorland, in den Oberen Gäuen und in Oberschwaben im Vergleich mit der Schwäbischen Alb nicht belegt werden. Der Rückgang in diesen Regionen ist also nur partiell der Verschlechterung der Lebensbedingungen für *E. medusa* geschuldet. Allein durch Hinzunahme von Klimaparametern im Rahmen der Analyse zur Lebensraumqualität wird das rezente Verbreitungsbild der Art hinreichend erklärt. Auf der Schwäbischen Alb herrschen mit großem Abstand die besten Bedingungen. In den Oberen Gäuen und in Oberschwaben stellt sich die Situation etwas positiver dar als im Albvorland und im Tauberland. Im Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken sind die Bedingungen deutlich am schlechtesten.

Die unter Hypothese 1 gemachten Annahmen, dass der Rückgang von *E. medusa* tatsächlich stattgefunden hat und nicht auf Kartierungsdefizite zurückzuführen ist und dass diese Regression nicht (nur) durch verschlechterte Lebensraumbedingungen begründet ist, können somit in Gänze bestätigt werden.

5.1.2 Hypothese 2 (Metapopulationsdynamik)

Es war anzunehmen, dass *E. medusa* als ausbreitungs- und flugschwache Art in hohem Maße abhängig von der Ausbildung von Metapopulationsstrukturen ist. Dies konnte durch einfache Signifikanztests nur bedingt belegt werden, da die Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* nicht signifikant waren. Genauso wenig konnte gezeigt werden, dass die Konnektivität auf der Schwäbischen Alb signifikant höher ist als in den übrigen Bezugsräumen.

Erst mit der Anwendung komplexer Analysemethoden (binäre logistische Regression, Diskriminanzanalyse) wurde der Einfluss der Konnektivität auf die Vorkommenswahrscheinlichkeit von *E. medusa* sichtbar. In beiden Analysen wurde dieser Faktor sowohl bei alleiniger Berücksichtigung der Habitatparameter als auch unter Einbeziehung von Klimaparametern als wichtig erkannt. Dies entspricht auch in hohem Maße dem persönlichen Eindruck, der während der Begehungen entstand und deckt sich mit den Erkenntnissen anderer Artkenner (HERMANN, SCHMITT, STUHLREHER, schriftl.).

Dass die Schwäbische Alb im Rahmen der Analysen zur Konnektivität nicht als Metapopulationszentrum in Erscheinung tritt, ist der angewandten Kartiermethodik geschuldet. Denn gerade auf der flächendeckend besiedelten Alb wurden pro Messtischblatt maximal 16 (vier je Quadrant) geeignet erscheinende Habitate untersucht. Hierdurch wurde ein großer Prozentsatz weiterer besiedelter *Patches* nicht erfasst und der Grad der Konnektivität konnte deshalb, technisch bedingt, kaum höher sein als in anderen Regionen.

Der Flächenanspruch von *E. medusa* ist im Vergleich zu anderen Arten (z. B. Segelfalter (*Iphiclides podalirius*), STEINER et al. 2007) recht gering, auch wenn besiedelte Habitate höchst signifikant größer sind als unbesiedelte. Gerade im Metapopulationsverbund ist die Art in der Lage, Kleinsthabitate wie Böschungen oder Verkehrsnebenflächen zu besiedeln. Diese Trittstein-Biotopreiche reichen allerdings nicht aus, um die Metapopulationsstrukturen von *E. medusa* aufrecht zu erhalten. Hierzu bedarf es wiederum großflächiger Optimalhabitate mit guten Reproduktions- und Entwicklungsmöglichkeiten.

Zusammenfassend kann der Faktor Konnektivität/Isolation sehr wohl als wichtige Einflussgröße im Zusammenhang mit der Ausbildung von Metapopulationsstrukturen von *E. medusa* gelten. Da keine Fang-/Wiederfang-Experimente durchgeführt wurden, kann wenig über die Ausbreitungsfähigkeit der Art ausgesagt werden. Es ist jedoch bekannt, dass *E. medusa* generell nur recht geringe Distanzen zurücklegt und Barrieren (z. B. geschlossene Wälder) eine Ausbreitung verhindern können (SCHMITT et al. 2000). Eine komplette Isolation geeigneter Habitate dürfte vorliegen, wenn *Patches* mehr als 2 km voneinander entfernt sind.

5.1.3 Hypothese 3 (Habitatpräferenzen)

Die Wahl des Eiablageplatzes bedingt die Überlebenswahrscheinlichkeit des Eis und der recht immobilen Larve (GARCIA-BARROS & FARTMANN 2009). Deshalb ist das Wissen um die mikroklimatischen Bedingungen (Temperatur, Luft- und Bodenfeuchtigkeit) am Eiablageplatz und am Aufenthaltsort der Larven eine wichtige Voraussetzung dafür, die Habitatansprüche erkennen und angepasste Schutzmaßnahmen und Pflegepläne für die jeweilige Art entwerfen zu können (DENNIS & EALES 1997, THOMAS et al. 2001, FLEISHMAN et al. 2002, ANTHES et al. 2003, FRED & BROMMER 2003). Gerade bei grasfressenden Larven (der Nymphalidae) sind diese Aufenthaltsorte und damit die dort herrschenden mikroklimatischen Bedingungen aufgrund der versteckten, nächtlichen Lebensweise der Larven fast gänzlich unbekannt (FARTMANN & HERMANN 2006). Für *E. medusa* kommt erschwerend hinzu, dass die Raupe nicht wie die der meisten anderen *Erebia*-Arten an der Spitze von höheren Grasblättern gefunden werden kann (SONDEREGGER 2005).

Die Wahl des Eiablageplatzes wird von den Weibchen aktiv im Optimum (primär für die Larven) getroffen. Dies ist für zahlreiche Tagfalter-Arten belegt (WILLIAMS & GILBERT 1981, DENNIS 1983, THOMAS, J. A. 1983, HEATH et al. 1984, GROSSMUELLER & LEDERHOUSE 1985, SHREEVE 1986, EMMET & HEATH 1989, PORTER 1992, CLARKE

et al. 1997, VOGEL 1997, THOMAS, J. A. et al. 1998, BOURN & THOMAS 2002, ROY & THOMAS 2003, FARTMANN 2006, ANTHES et al. 2008). Häufig werden dabei exakt definierbare Stellen, die sich durch bestimmte Exposition, Inklination, Vegetationshöhen und -deckungsgrade auszeichnen, bevorzugt (HERMANN & STEINER 1997, FARTMANN & MATTES 2003, ROY & THOMAS 2003, ANTHES et al. 2008). Die Wahl geeigneter Eiablageplätze und damit der mikroklimatischen Bedingungen kann außerdem über einen makroklimatischen Gradienten variieren (THOMAS, J. A. 1980, 1989, 1995, 1996, PAULER et al. 1995, THOMAS, J. A. et al. 1998, FARTMANN 2004, 2006a). Häufig wird auch von Eiablagen an suboptimale Substrate (die z.B. nicht der Ernährung der Larven dienen können) berichtet (DETHIER 1959, CHEW 1977, COURTNEY 1981, LARSSON & EKBOM 1995, STEFANESCU et al. 2005). Unter Stress kommt es außerdem zu einer weniger selektiven Wahl der Eiablageplätze (GARCIA-BARROS & FARTMANN 2009).

Auch für *E. medusa* wurden bisher ausschließlich die (Makro-)Habitate der Falter beschrieben, ohne jedoch genauer auf Eiablageplätze oder Larvalhabitate einzugehen. Deshalb ist nicht bekannt, ob die zahlreichen beschriebenen und deutlich unterschiedlichen Flughabitate auch immer die Larvalhabitate beherbergen. Da es sich bei *E. medusa* um eine relativ flug- und ausbreitungsschwache Spezies handelt (SCHMITT 1993, SETTELE et al. 1999, SCHMITT et al. 2000), kann zumindest davon ausgegangen werden, dass sich die Larvalhabitate in unmittelbarer Nähe der Fundorte der Imagines befinden.

E. medusa benötigt ein Mikroklima, das nicht zu warm ist (BINK 1992). Die Eiablage erfolgt einzeln meist nur wenige Zentimeter über dem Boden an dürre Grasblätter und seltener auch an grüne Pflanzenteile. Regelmäßig werden Eier auch an leicht erhöhten und deshalb etwas trockenen Stellen (z.B. an alten Ameisenhaufen) abgelegt (EBERT & RENNWALD 1991b, SCHMITT 2002b, SONDEREGGER 2005). Die Eiablage wurde an verschiedenen Gräsern (*Festuca ovina* agg., *Agrostis stololifera*, *Nardus stricta*, *Brachypodium pinnatum*) beobachtet, die nicht unbedingt auch die Wirtspflanzen darstellen müssen (SCHMITT et al. 2000, SCHMITT 2002b). In Sachsen dienen grasreiche extensiv genutzte Frischwiesen und -säume sowie Borstgrasrasen als Eiablage- und Entwicklungshabitate (RHEINHARDT et al. 2007). In der Schweiz werden Trockenrasen zur Eiablage genutzt, während benachbarte Mähwiesen nur der Nektaraufnahme dienen. Im Gebirge (Tessin) legen die Weibchen ihre Eier in Grasflächen zwischen die sich eben entwickelnden Stängel des Adlerfarns (*Pteridium aquilinum*) (SONDEREGGER 2005).

Die Eiablageplätze und Larvalhabitate wurden in der Literatur wohl auch selten genauer beschrieben, da sich die Strukturen (auf den ersten Blick) nicht sonderlich von den Flughabitaten der Imagines unterscheiden (vgl. auch SBN 1987, EBERT & RENNWALD 1991b, HUEMER 2004).

Für *E. medusa* geeignete Habitate lassen sich hinreichend anhand der aufgenommenen Parameter beschreiben. Neben den bereits erwähnten Größen (Konnektivität, Flächengröße) zeichnen sich besiedelte Flächen vor allem durch eine Kombination von signifikant von unbesiedelten *Patches* unterscheidbaren Strukturparametern aus.

Die Höhe der Krautschicht ist in besiedelten Habitaten signifikant reduziert, da diese durch Schafbeweidung und/oder geringe Produktivität magerer Standorte (z. B. auf besiedelten Bracheflächen) kurz gehalten wird. Deutlich gemieden werden dagegen langgrasige Flächen, die stellvertretend für eine hohe Produktivität und/oder eine ein- bis mehrschürige Mahd stehen.

Hohe Deckungsgrade von Kraut-, Streu- und Moosschichten und niedrige Offen- und Rohbodenanteile gewährleisten geeignete mikroklimatische Bedingungen im Larvalhabitat. Das Mikroklima ist durch diese

deckenden Schichten am besten als feucht-frisch zu bezeichnen. Die hohen Deckungsgrade weisen ebenso wie die häufig vorhandenen Strauchschicht-Anteile auf den Saum- oder Brachecharakter der besiedelten *Patches* hin. Gemähte Flächen (besonders Feuchtwiesen) werden signifikant seltener besiedelt.

Weiterhin werden wirtspflanzenreiche Habitats bevorzugt, was besonders in den nur noch spärlich besiedelten Bezugsräumen auffällig ist. Auf der Schwäbischen Alb können dagegen auch suboptimale Flächen mit geringen Anteilen an Wirtspflanzen besiedelt werden.

Die signifikant geringeren Anteile an höheren Baumschichten (B1) werden aufgrund der generell geringen Deckungsgrade als statistisches Artefakt gewertet. Aussagekräftig sind dagegen die signifikant erhöhten Deckungsgrade niedriger Baumschichten (B2), die wiederum auf einen Saum- oder Brachecharakter hindeuten. Die Bevorzugung weniger stark hanggeneigter Flächen mag sinnvoll erscheinen, wenn man von einer Vermeidung extrem sonnenexponierter Standorte ausgeht. Allerdings werden gerade im kältesten Bezugsraum (Schwäbische Alb) ebene Flächen besiedelt. Dies ist dadurch erklärbar, dass nur noch hier magere Bracheflächen in ebenen Lagen vorhanden sind. In anderen Bezugsräumen sind diese aufgrund intensiver Landnutzung bereits verschwunden oder eutrophiert. *E. medusa* muss deshalb gezwungenermaßen auf die extensiver genutzten, aber klimatisch ungeeigneteren Hanglagen ausweichen.

Generell existiert ein deutlicher Trend zur Besiedlung ungenutzter, versäumter, mikroklimatisch günstiger und stark eingenischter Standorte in warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen (Albvorland, Kraichgau und Neckarbecken, Tauberland). Dieser Trend manifestiert sich durch die Bevorzugung hoher Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschichten, durch die Vermeidung voller Südexpositionen bei gleichzeitig starker Hangneigung, durch das Ausweichen auf Südwest- oder Südosthänge und durch die Besiedlung von Standorten mit geringer potentieller Sonnenscheindauer. Es konnte außerdem nachgewiesen werden, dass voll südexponierte Vorkommen in der Vergangenheit überproportional häufig erloschen sind. In den kälteren und mehr kontinental geprägten Regionen (Schwäbische Alb, Obere Gäue) ist das nutzbare Habitatspektrum größer (Schafweiden, einschürige Wiesen) und die Ansprüche an die mikrostrukturellen Bedingungen (Deckungsgrade der Kraut-, Moos- und Streuschichten, Exposition, Wirtspflanzenanteile) sind deutlich geringer. Dies ist auch von zahlreichen anderen Insektenarten bekannt, die am Rande ihrer Arealgrenzen – und als solche können isolierte Populationen in klimatisch ungünstigen Regionen aufgefasst werden – besonders empfindlich auf Lebensraum- und Klimaveränderungen reagieren und höhere Ansprüche an ihre Umwelt stellen als im Verbreitungszentrum (HILL et al. 1999, THOMAS, J. A. et al. 1999).

Zusammenfassend lässt sich also feststellen, dass sich anhand der ausgewählten Parameter die für *E. medusa* geeigneten Habitats sehr gut beschreiben lassen. Dies wurde durch die Definition von Optimalhabitats und die nachfolgende Auswertung nach Habitatqualität nachgewiesen. Es besteht außerdem ein eindeutiger Trend zur Bevorzugung von lokalklimatisch kühleren Habitats in warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen, der sich durch eine Kombination von Strukturparametern beschreiben lässt.

5.1.4 Hypothese 4 (Einfluss der Winterkälte)

Im Rahmen der Überwinterungsversuche mit den Präimaginalstadien von *E. medusa* konnte gezeigt werden, dass unter konstant kalten Bedingungen (Szenario „Kalte Winter“, Kontrolle) die Überlebenschancen der Larven signifikant höher waren als unter wechselhaften Bedingungen (Szenario „Frostwechsel“). Die Mortalitätsrate war im Szenario „Kalte Winter“ um 30 % niedriger. Auch unter konstant warmen Bedingungen (Szenario: „Warme Winter“) waren die Überlebenschancen im Vergleich zur Kontrollgruppe deutlich reduziert. Dieser Effekt verstärkte sich weiter, verfolgte man die Entwicklung der Larvalstadien bis zum Schlupf des Falters. Durch wechselhafte oder warme Bedingungen während der Überwinterung waren die Larven anscheinend derart geschwächt, dass die Mortalität wiederum signifikant um etwa 30 % über derjenigen der konstant kalt überwinterten Larven lag. Ähnliche Studien, die ebenfalls eine erhöhte Mortalität bei kälte-adaptierten Insektenarten infolge warmer oder wechselhafter Winterbedingungen belegen oder zumindest vorhersagen, bestätigen dieses Phänomen (SCHTICKZELLE & BAGUETTE 2004, RADCHUK et al. 2013, ROLAND & MATTER 2013, WILLIAMS et al. 2014).

Die Hypothese, dass die Gewichte der Larven aufgrund wechselnder bzw. warmer Winterbedingungen durch Stoffwechselvorgänge geringer sind als diejenigen der Kontrollgruppe (vgl. IRWIN & LEE 2003, FARTMANN & HERMANN 2006), muss allerdings verworfen werden. Vielmehr sind die Larven bei höheren Temperaturen durchaus in der Lage Stoffwechselverluste durch Nahrungsaufnahme auszugleichen. Andere Studien belegen zwar Gewichtsverluste bei wärmeren Überwinterungsbedingungen, allerdings bleibt unklar, ob die Tiere die Möglichkeit hatten Nahrung aufzunehmen (SORVARI et al. 2011, WILLIAMS et al. 2012). Die Gründe für die beobachtete erhöhte Mortalität der Larvalstadien während wechselhafter oder warmer Winterbedingungen sind damit nicht im Nahrungsmangel bzw. im Verhungern aufgrund erhöhter Stoffwechselaktivität zu suchen. Eher scheinen die Larven bei mildereren Wintertemperaturen anfälliger für Krankheiten wie z.B. Pilze zu sein, deren Aktivität möglicherweise bei Temperaturen um den Gefrierpunkt stark vermindert ist (vgl. HARCOURT 1966, DEMPSTER 1984, LEATHER et al. 1996, FARTMANN & HERMANN 2006). Zahlreiche tote Raupen wiesen jedenfalls Pilzbefall auf, andere waren faulig schwarz. Jedoch traten auch tote Larven ohne jegliche Anzeichen von Krankheiten und augenscheinlich vertrocknete Tiere auf. Ein negativer Effekt erhöhter Überwinterungstemperaturen ist für den ebenfalls kälte-adaptierten Randring-Perlmutterfalter (*Boloria eunomia*) belegt (SCHTICKZELLE & BAGUETTE 2004, RADCHUK et al. 2013). Die Apollofalter-Art *Parnassius smintheus* zeigte in einer Langzeitstudie ebenfalls starke Bestandseinbrüche während sehr warmer, sehr kalter oder wechselhafter Winter (ROLAND & MATTER 2013). Dass neben der Winterkälte auch das Vorhandensein der Streuschicht einen immensen Einfluss auf die Überlebenschancen der Larvalstadien hat, belegt das Überwinterungsexperiment bei konstant kalten Bedingungen ohne Streuschicht. Die Mortalität während der Überwinterung stieg auf Werte, die vergleichbar mit den Szenarien „Frostwechsel“ und „Warme Winter“ sind. Große Verluste mussten die Larven auch nach der Überwinterung hinnehmen, nur 11 % der Larvalstadien entwickelten sich zum Falter. Dies ist wahrscheinlich auf die Gewichtsverluste der Larven während der Überwinterung zurückzuführen. Sie könnten einerseits mit der geringeren Verfügbarkeit von Wirtspflanzen und andererseits mit der verminderten Isolation aufgrund der fehlenden Streuschicht zusammenhängen. Dass die Streuschicht ein wirksamer Puffer gegenüber Klimaeinflüssen ist, konnte bereits in früheren Studien belegt werden (MAIL 1930, LEATHER et al. 1996, ROZSYPAL et al. 2013).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass das Zusammenspiel kontinental geprägter Winter mit geeigneten mikroklimatischen Bedingungen, primär erzeugt durch das Vorhandensein einer deckenden Streuschicht, die Überlebenschancen der Larvalstadien während der Überwinterung signifikant beeinflusst. Die Mortalität der Präimaginalstadien ist während warmer, wechselhafter und atlantisch geprägter Winter signifikant erhöht.

5.1.5 Hypothese 5 (Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen)

Wie bereits in Hypothese 3 beschrieben, reagiert *E. medusa* äußerst empfindlich auf eine intensive Nutzung der Standorte. Der Grad dieser Empfindlichkeit ist abhängig von den klimatischen Gegebenheiten und der Möglichkeit zur Ausbildung von Metapopulationen (HILL et al. 1999, THOMAS, J. A. et al. 1999). Im kontinental geprägten Großklima der Schwäbischen Alb ist *E. medusa* zumindest regional in der Lage, sehr extensiv genutzte einschürige Wiesen zur Reproduktion zu nutzen. In allen anderen Bezugsräumen müssen die Reproduktionshabitate einen gewissen Saum- und Brachecharakter aufweisen. Die Nutzung erfolgt an diesen Standorten entweder über eine extensive Schafbeweidung oder über eine mehrjährige (Mulch-)Mahd. Änderungen der Habitatpräferenzen mit sich ändernden klimatischen Bedingungen sind auch von zahlreichen anderen Schmetterlingsarten bekannt (THOMAS, J. A. 1991, 1993, CHERRILL & BROWN 1990a, b, 1992, THOMAS, C. D. et al. 2001, DAVIES et al. 2006).

Es wird außerdem davon ausgegangen, dass *E. medusa* in den oberschwäbischen Streuwiesen niemals reproduzierte, sondern immer angrenzende Bracheflächen (z.B. Saumbereiche, Bahn- und Kiesgrubenböschungen, Verkehrsnebenflächen) als Entwicklungshabitate nutzte.

Die Abhängigkeit von einem Brachecharakter, einhergehend mit der Abhängigkeit von deckenden Kraut-, Moos- und Streuschichten, ist wiederum primär auf die mikroklimatischen Ansprüche der Larvalstadien zurückzuführen. Es kann allerdings nicht ausgeschlossen werden, dass auch Mahd und vor allem intensive Beweidung zu großen Verlusten sowohl der Wirtspflanzen als auch der Präimaginalstadien beitragen (STUHLREHER, schriftl.). Negative Auswirkungen intensiver Beweidung sind auch von anderen Schmetterlingsarten bekannt (ANTHES et al. 2003, SCHKICKZELLE & BAGUETTE 2004).

Wahrscheinlich war *E. medusa* in Zeiten der Nieder- und Mittelwaldnutzung, regional auch noch während der Kahlschlagsnutzung, in lichten, strukturreichen Wäldern weit verbreitet. Belegt sind derartige Vorkommen nur aus den ehemaligen Mittelwäldern des Freiburger Mooswaldes (ZINNERT 1966). Es ist davon auszugehen, dass *E. medusa* bei regionaler Auflichtung der Wälder in diesen wieder auftreten würde und die aktuelle Hochwaldnutzung zur Verdrängung der Art aus den Waldhabitaten geführt hat. Möglicherweise können die Wälder in Zeiten der Klimaerwärmung geeignete Rückzugslebensräume für *E. medusa* mit guten mikroklimatischen Bedingungen darstellen.

5.1.6 Rückgangsursachen von *E. medusa*

Die Ergebnisse der für *E. medusa* aufgenommenen und ausgewerteten Habitat- und Klimaparameter enthalten zahlreiche signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches*, die hier nicht alle gesondert diskutiert werden können. Wichtiger als das Bewerten einzelner Signifikanzen ist es, ein Gesamtbild der Ansprüche von *E. medusa* an Lebensraum und Klima zu entwickeln. Dies soll in der Folge geschehen, um letztendlich ein umfassendes Fazit mit den wichtigsten Einflussgrößen auf das

aktuelle Verbreitungsbild der Art in Baden-Württemberg ziehen zu können.

E. medusa war in historischer Zeit und ist auch noch aktuell die am weitesten verbreitete *Erebia*-Art in Baden-Württemberg. Ihre Ansprüche an besiedelbare Habitate sind erfüllt durch niedrigwüchsige, magere, streuschichtreiche und offene Brachen oder extensiv schafbeweidete Halbtrockenrasen mit Bracheanteilen oder Saumbereichen. Die bevorzugten Mikrohabitate der Präimaginalstadien sind bestimmt durch hohe Deckungsgrade der Streuschicht bei gleichzeitig geringen Offenbodenanteilen, die in Verbindung mit der Vermeidung extremer Inklinationen in Südexpositionen zu einem deutlich frisch-feuchten Mikroklima führen (vgl. BINK 1992). Die Habitate sollten großflächig und gut miteinander verknüpft sein, da *E. medusa* nicht zu den ausbreitungsstarken Arten zu zählen ist (SCHMITT 1993, SETTELE et al. 1999, SCHMITT et al. 2000). Ausbildung und Aufrechterhaltung von Metapopulationen spielen also eine wichtige Rolle für langfristige Vorkommen von *E. medusa*. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen BAUERFEIND et al. (2008), die für den ebenfalls recht flug- und ausbreitungsschwachen Blauschillernden Feuerfalter (*Lycaena helle*) im Westerwald Habitatgröße, Verknüpfung und Abundanz der Wirtspflanze als wichtigste Faktoren für ein Vorkommen und ein Fortbestehen der Art identifiziert haben.

Geeignete Habitate findet *E. medusa* aktuell vor allem in kühlem und (sub-)kontinental geprägtem Großklima. Am besten erfüllt werden ihre Ansprüche an Lebensraum und Klima auf der Schwäbischen Alb. Während im Tauberland und im Nordteil der Oberen Gäue (Heckengäu) primär die Ansprüche an den Lebensraum erfüllt werden können, herrschen in den Keuperwaldbergen, im Südteil der Oberen Gäue, im Südschwarzwald sowie im nördlichen und östlichen Oberschwaben aktuell noch geeignete klimatische Bedingungen. Dagegen ist *E. medusa* bereits in denjenigen Bezugsräumen und Regionen verschollen oder vom Aussterben bedroht, in denen weder die klimatischen Rahmenbedingungen noch ihre Ansprüche an die Habitate großflächig erfüllt sind. Dies ist der Fall in der Oberrheinebene, im Kraichgau und Neckarbecken, im Bodenseebecken sowie in Bereichen des Albvorlandes.

Durch die Klimaerwärmung und die Atlantisierung des Winterklimas steigen die Ansprüche, die *E. medusa* an ihren Lebensraum stellt. Im klimatischen Optimum (etwa im kontinental geprägten Osteuropa oder im Alpenraum) kann *E. medusa* als anspruchslos und fast euryök gelten (vgl. SBN 1987, AISTLEITNER 1999, HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005, SCHMITT, schriftl.). Je wärmer und atlantisch geprägter eine Region ist bzw. aufgrund von Klimaänderungen wird, desto stenotoper verhält sich die Art (vgl. HILL et al. 1999, THOMAS, J. A. et al. 1999).

Um die Ursachen erkennen zu können, die die erhöhte Stenotopie von *E. medusa* in warmen und atlantisch geprägten Regionen bedingen, ist ein detaillierter Einblick in die mikroklimatischen und -strukturellen Verhältnisse der Larvalhabitate notwendig. Wie bereits in der Einleitung angeklungen, müssen vor allem die Anforderungen an das Larvalhabitat erfüllt sein, um eine erfolgreiche Entwicklung gewährleisten zu können, da die Ansprüche der Präimaginalstadien deutlich spezifischer sind als die der Imagines (THOMAS, J. A. & LEWINGTON 1991, CLARKE et al. 1997, THOMAS, J. A. et al. 1998, 2001, BOURN & THOMAS 2002, FARTMANN 2004). Die Überwinterungsversuche haben gezeigt, dass bei wechselhaften oder warmen Wintertemperaturen die Fitness der Larven sinkt und die Mortalitätsrate steigt (vgl. SHTICKZELLE & BAGUETTE 2004, RADCHUK et al. 2013).

In historischer Zeit war *E. medusa* auch in warmen Regionen (Oberrheinebene, Kraichgau und Neckarbecken, Albvorland, Bodenseebecken) in der Lage, extensiv genutzte einschürige Wiesen zu

besiedeln und auch als Entwicklungshabitat zu nutzen (vgl. EBERT 1985, HEIN 1985, EBERT & RENNWALD 1991b). Heutzutage liegen die Larvalhabitate in diesen Regionen - wenn überhaupt noch - ausschließlich in Brachen oder extensiv genutzten Schafweiden mit Bracheanteilen. In den Hochlagen der Schwäbischen Alb und des Schwarzwaldes ist die Art auch aktuell noch in einschürigen Wiesen zu finden und nutzt diese auch nachweislich zur Reproduktion (z. B. NSG Hülenbuchwiesen bei Meßstetten-Tieringen). Gemähte Lebensräume verfügen im Vergleich zu gemulchten Habitaten oder Brachen durch Abtransport des Mähgutes über eine deutlich geringer ausgebildete Streuschicht. Diese Streuschicht, deren Deckungsgrad für besiedelte Habitate in allen Bezugsräumen signifikant größer ist als für unbesiedelte, fungiert als wichtiger Klimapuffer. Vor allem in atlantisch geprägten Winter wärmerer Regionen wechseln sich in heutiger Zeit regelmäßig Frost- und Tauphasen, Tage mit Schneebedeckung sowie Temperaturextreme ab. Im Gegensatz dazu sind die Hochlagen von Schwarzwald und Schwäbischer Alb teilweise über Wochen und Monate hinweg dauerhaft von einer mehrere Zentimeter dicken Schneeschicht bedeckt. Unter der Schneedecke herrschen zum einen sehr gleichmäßige Temperaturen zwischen -1 und 1 °C und zum anderen konstant luftfeuchte Verhältnisse (MAIL 1930). Fehlt diese Schneedecke, wird der Stoffwechsel der Raupen durch längere Wärmephasen angeregt, wodurch sie ihre Energiereserven überproportional schnell verbrauchen (IRWIN & LEE 2003, MARSHALL & SINCLAIR 2012). Folgt auf diese Wärmeperioden ein plötzlicher Kälteeinbruch ohne Schneefall, sind die Larven Extremtemperaturen, die unter einer Schneedecke niemals erreicht werden und meist auch einer großen Trockenheit (Gefriertrocknung) ausgesetzt (VRBA et al. 2012). Versuche mit Larvalstadien von *E. medusa* haben gezeigt, dass bei etwa -17 °C eine stark erhöhte Mortalität eintritt (VRBA et al. 2012). Fehlt diese Schneedecke, kann die Streuschicht teilweise deren isolierende Wirkung im Winter übernehmen. Die erhöhte Mortalität der Raupen ist also neben der experimentell belegten reduzierten Fitness und erhöhten Anfälligkeit gegenüber Krankheiten (Pilzerkrankungen) (vgl. HARCOURT 1966, DEMPSTER 1984, FARTMANN & HERMANN 2006) wahrscheinlich auch im Erfrieren und in der Austrocknung durch extreme Kälteeinbrüche nach vorangegangenen Wärmeperioden zu suchen (vgl. JENTSCH et al. 2007).

Neben der Pufferwirkung gegenüber Temperaturextremen ist die Streuschicht außerdem ein wichtiger Feuchtigkeitsspeicher. Sie kann vor allem in den während der letzten Jahrzehnte tendenziell wärmeren und trockeneren Frühjahren und -sommern als entscheidender Klimapuffer dienen. In diesen Fällen fungiert die Streuschicht primär als Feuchtigkeitsspeicher und Rückzugsmöglichkeit für die Larvalstadien. Die experimentelle Larvenaufzucht hat deutlich gemacht, dass Larven in sonnenexponierten und längerer Trockenheit ausgesetzten Eiern nicht schlupffähig sind und im Ei vertrocknen. Außerdem konnte beobachtet werden, dass die Larven fast ausschließlich während luftfeuchter, nicht extrem heißer Bedingungen fressen. Deshalb kann angenommen werden, dass längere Hitze- und Trockenheitsperioden zu verminderter Nahrungsaufnahme führen können. Zudem vertrocknen in den trocken-warmen Frühjahren zahlreiche Wirtspflanzen, sodass den im Juni schlüpfenden Larven kaum frische Nahrung zu Verfügung steht. Auch dieser Effekt wird durch das Vorhandensein einer Streuschicht abgemildert. Weiterhin wurde beobachtet, dass (Wirts-)Gräser nach Überwinterung unter einer isolierenden Schneedecke und Abtauen im Frühjahr den überwinternden Raupen sofort in frischem Zustand zu Verfügung stehen, während Kälteeinbrüche ohne isolierende Schneedecke ausgesetzte (Wirts-)Gräser verdorren. Die Raupen wären in diesen Fällen auf das schnelle Nachwachsen frischer

Wirtspflanzen angewiesen.

Allgemein kann der Schluss gezogen werden, dass nicht die über mehrere Jahrzehnte andauernde schleichende Erwärmung des Klimas (steigende Jahresmitteltemperaturen) für den Rückgang von *E. medusa* entscheidend ist, sondern die Zunahme von Klimaextremen als Folge atlantisch geprägter Winter und des häufigen Fehlens einer isolierenden Schneedecke (vgl. JENTSCH et al. 2007).

Vergleicht man die aktuellen klimatischen Verhältnisse in weiten Teilen Oberschwabens mit denjenigen, die in der Oberrheinebene oder im Kraichgau und Neckarbecken in historischer Zeit geherrscht haben, muss man feststellen, dass der Bezugsraum Oberschwaben auch heutzutage noch deutlich kälter und kontinentaler geprägt ist als die anderen beiden Bezugsräume es jemals waren. Demzufolge müsste daraus gefolgert werden, dass *E. medusa* entweder in den warmen Bezugsräumen niemals vorkam (was natürlich nicht der Fall war) oder dass sie in Oberschwaben auch heute noch zu einer weiten Verbreitung fähig wäre. Es ist offensichtlich, dass die Vorkommen in der Oberrheinebene und im Kraichgau und Neckarbecken bereits in sehr früher Zeit rückläufig waren und wohl aufgrund klimatisch ungünstiger Verhältnisse niemals großflächige Metapopulationen ausbilden konnten. In Oberschwaben belegen mehrere Reliktorkommen, dass dieser Bezugsraum aktuell noch besiedelbar wäre. Jedoch ist in keinem anderen Bezugsraum die landwirtschaftliche Nutzung derart intensiv und die Isolation der einzelnen Habitate derart hoch. Ein Überleben von *E. medusa* ist deshalb in dieser Region nur noch entlang von Saumstrukturen (Böschungen, Bahnlinien, Verkehrsbegleitflächen, Kiesgruben) oder innerhalb von Naturschutzgebieten möglich. Aus zahlreichen Naturschutzgebieten, in denen die Art früher nachgewiesen wurde, ist sie mittlerweile bereits verschwunden. Es wird vermutet, dass die in der Literatur (vgl. MEINEKE 1982, GUHL 1984, EBERT & RENNWALD 1991b, SONDEREGGER 2005, STETTNER et al. 2007) oftmals erwähnten Streuwiesen und Niedermoore niemals als Larvalhabitate, sondern ausschließlich als Nektarhabitate genutzt wurden. Die Reproduktion fand dagegen in randlichen, mageren Brachen statt. Durch die Pflegeverträge, die für zahlreiche Naturschutzgebiete seit etwa 20-30 Jahren bestehen, werden plangemäß die Streuwiesen ein- bis zweimal jährlich gemäht und bleiben somit erhalten. Die angrenzenden Bracheflächen bleiben dagegen ungenutzt und fallen der Sukzession zum Opfer. Damit geht *E. medusa* in diesen Habitaten die Lebensgrundlage verloren, die Art stirbt aus. In der Tat weisen alle aktuellen Vorkommen in Feuchtgebieten brache Bereiche mit streureichen, zumindest wechsellückigen *Festuca ovina*-Fazies auf, während in ehemaligen Vorkommensgebieten häufig nur noch die Streuwiesen genutzt werden und angrenzende Brachen unter Faulbaumgebüsch oder ähnlichem Sukzessionsgehölz verschwunden sind. Hierdurch werden die verbliebenen Populationen stark voneinander isoliert und sind besonders vom Aussterben durch einmalige (Extrem-)Ereignisse (Nutzungsänderungen, Witterungsverhältnisse) bedroht. Dies ist auch für isolierte Populationen anderer Tagfalterarten belegt. Beispielsweise konnten die Ameisen-Bläulinge *Maculinea teleius* und *M. nausithous*, die im NSG Wollmatinger Ried mit individuenstarken Populationen vertreten waren, nach einem Hochwasserereignis im Jahre 1999 im darauffolgenden Jahr nicht mehr nachgewiesen werden und blieben bis heute im Gebiet verschollen (KLEIN & JACOBY 1999). In Bayern starb der Baldrian-Scheckenfalter (*Melitaea diamina*) regional auf isolierten Einzelflächen infolge von Hagelereignissen aus (ZEHLIUS-ECKERT mündl.).

Einen ähnlichen Effekt, der durch die regelmäßige Mahd in oberschwäbischen Streuwiesen entstanden

ist, gibt es regional auch in den Oberen Gäuen oder auf der Schwäbischen Alb durch intensive Schafbeweidung. Diese Form der Beweidung, die für zahlreiche gefährdete Arten durchaus gewünscht ist (vgl. PAULER et al. 1995, WAGNER 2005, 2006a, b), hat ebenfalls zufolge, dass sich Brachebereiche auf kleine Zonen entlang von Säumen und Gebüsch beschränken. Hierdurch werden gerade in Regionen, in denen magere Ersatzhabitate außerhalb der Naturschutzgebiete kaum zu Verfügung stehen (etwa im Heckengäu), die Reproduktionsmöglichkeiten für *E. medusa* deutlich eingeschränkt. Auf der Schwäbischen Alb macht sich dieser Effekt insgesamt kaum bemerkbar, da eine Vielzahl magerer Ersatzhabitate (Böschungen, Verkehrsbegleitflächen) zu Verfügung steht und die Nutzung auf vielen Wacholderheiden vergleichsweise extensiv verläuft. Das Vorhandensein älterer Bracheflächen wird auch in anderen Studien als wichtige Voraussetzung für artenreiche Tagfalter-Zönosen gewertet (vgl. BALMER & ERHARDT 2000).

Weitere, sich deutlich negativ auswirkende Effekte auf Populationen von *E. medusa* sind Stickstoffeinträge aus umgebender Landwirtschaft sowie atmosphärische Stickstoffdepositionen. Beide Faktoren haben im Laufe der letzten Jahrzehnte stark an Einfluss gewonnen (UMWELTBUNDESAMT 2006, DUPRE et al. 2010, STEVENS et al. 2010). Gerade in Oberschwaben führt dies dazu, dass randliche Brachebereiche schnell von Nitrophyten (Brennnessel, Brombeere, Drüsiges Springkraut) überwachsen werden und somit magerkeitsbedürftigen Gräsern wie *Festuca* spp. keine Lebensgrundlage mehr bieten. Durch den erhöhten Nährstoffeintrag und -reichtum beschleunigt sich außerdem die Sukzessionsgeschwindigkeit auf diesen Flächen, sodass diese nur für einen kurzen Zeitraum für *E. medusa* nutzbar sind. Außerdem wäre es möglich, dass sich durch die erhöhte Nährstoffverfügbarkeit das C/N-Verhältnis in den Pflanzen verändert und diese dann für die Larven nur noch bedingt verwertbar wären (vgl. BADDELEY et al. 1994, FEEST & VAN SWAAY 2012). Ein weiterer Effekt erhöhter Nährstoffverfügbarkeit ist außerdem das sogenannte „microclimatic cooling“ (WALLISDEVRIES & VAN SWAAY 2006). Hierbei werden xerotherme Offenstellen (Störstellen), die die Larvalstadien vor allem im zeitigen Frühjahr zum Aufwärmen nutzen, schnell durch frisches, nährstoffreiches Grün überwachsen. Dadurch werden Mikrohabitate trotz allgemeiner Klimaerwärmung klimatisch kühler und ungünstiger.

Neben dem Vorhandensein einer Streuschicht zeichnen sich Brachen außerdem durch fehlende Nutzung aus. Werden Wiesen während der Zeit der Eiablage (etwa im Juni) gemäht, gehen dadurch zahlreiche Eier verloren (SCHMITT 1993, 2002b). Auch eine Beweidung in diesem Zeitraum könnte zu einem erheblichen Verlust von Eiern und Larvalstadien führen (ANTHES et al. 2003, SCHKICKZELLE & BAGUETTE 2004). Dies konnte etwa im Diemeltal (Nordrhein-Westfalen) für eine isolierte Population von *E. medusa* beobachtet werden (STUHLREHER, schriftl.). Eine individuenreich besiedelte Brache wurde mit Rindern beweidet, die Population von *E. medusa* war damit bereits im darauffolgenden Jahr vernichtet.

Der beobachtete Rückgang von *E. medusa* kann nicht eindeutig ausschließlich Lebensraumveränderungen oder der Klimaerwärmung zugeordnet werden. Wie alle komplexen Analysen (binäre logistische Regressionen, Diskriminanzanalysen, Hauptkomponentenanalysen) belegen, lässt sich die Arealregression am besten und mit dem höchsten Erklärungsgrad durch kombinierte Auswirkungen von Klima- und Habitatfaktoren entschlüsseln. Zudem variieren die Größen dieser Einflüsse je nach Bezugsraum. Überwiegen in weiten Teilen Baden-Württembergs klimatische Veränderungen die negativen Einflüsse der landwirtschaftlichen Intensivierung und der Zersiedelung der Landschaft, sind es

etwa im Großteil Oberschwabens (außerhalb des Bodenseebeckens) genau diese Einflussgrößen, die den Rückgang von *E. medusa* primär begründen. Deshalb soll in der Folge auf der Grundlage der Verbreitungsdaten sowie der Klima- und Habitatparameter zu jedem Bezugsraum ein eigenes Schema entwickelt werden, das den beobachteten Rückgang von *E. medusa* begründet. Außerdem wird eine Zukunftsprognose für das kommende Jahrhundert erstellt, die die Entwicklung der Populationen von *E. medusa* im jeweiligen Bezugsraum unter Annahme einer anhaltenden Klimaerwärmung voraussagt.

5.1.6.1 Rückgangsursachen in der Oberrheinebene

In diesem Bezugsraum war *E. medusa* auch historisch im mittleren und nördlichen Teil sehr selten und starb hier bereits vor 1950 aus. Geeignete Lebensräume existieren in diesen beiden Teilarealen nur wenige, Wacholderheiden fehlen ganz. Diese werden durch silikatische Binnendünen, Sandheiden und Blauschillergrasrasen am nördlichen Oberrhein sowie durch ausgedehnte Streuwiesen am mittleren Oberrhein ersetzt (vgl. LUBW 2010). Ob ein Überleben von *E. medusa* in den Kalk-Magerrasen des nördlichen Oberrheins aktuell aus Gesichtspunkten der Habitateignung, -größe und -verknüpfung noch möglich wäre, ist zumindest fraglich. Neben klimatischen Ursachen müssen auch Lebensraumverluste als Ursachen für das Verschwinden der Art in diesem Teilraum in Betracht gezogen werden.

Anders gestaltet sich die Situation am südlichen Oberrhein. *E. medusa* war hier zumindest bis 1995 verbreitet. Geeignete Habitate fand die Art in den Halbtrockenrasen des Kaiserstuhls und der südlichen Oberrheinebene. Hierbei handelt es sich meistens um langgrasige, extensiv genutzte (einmalige Mahd, Schafbeweidung) Ausprägungen mit trocken-warmem Mikroklima. Brachen und andere Habitattypen mit mehr feucht-frischem Mikroklima sind selten. Da *E. medusa* in diesen warmen Regionen auf Brachen, die ein solches feucht-frisches Mikroklima gewährleisten, angewiesen ist, fehlt die Art dort heutzutage folgerichtig. Das Aussterben von *E. medusa* im südlichen Bereich der Oberrheinebene kann folgendermaßen erklärt werden: Die Klimaerwärmung führte durch erhöhte Durchschnittstemperaturen, längere Hitze- und Trockenphasen (Temperaturextreme) sowie durch mehr atlantisch geprägte Winter zu einer Veränderung der mikroklimatischen Bedingungen innerhalb der Larvalhabitate. Es erfolgte ein Wechsel von feucht-frischen Mikroklimaten zu eher trocken-warmen Bedingungen, die den Larvalstadien von *E. medusa* keine Lebensgrundlage mehr boten. Somit ist die primäre Ursache für das Aussterben der Art in dieser Region auf Veränderungen im Großklima mit Auswirkungen auf das Mikroklima zurückzuführen.

Prognose: *E. medusa* wird aufgrund der prognostizierten, fortschreitenden Klimaerwärmung (vgl. IPCC 2007) nicht in der Lage sein, wieder in die Oberrheinebene einzuwandern und bleibt damit dort weiterhin ausgestorben.

5.1.6.2 Rückgangsursachen im Kraichgau und Neckarbecken

Die aktuelle Verbreitung von *E. medusa* in diesem Bezugsraum beschränkt sich auf wenige unmittelbar an die Oberen Gäue angrenzende Habitate im Neckarbecken und auf ein letztes isoliertes Vorkommen im Kraichgau. Im Strom- und Heuchelberggebiet ist die Art etwa 2002 erloschen. Der Bezugsraum ist geprägt von Ballungszentren (etwa Stuttgarter Bucht) und intensiver Landwirtschaft (Acker- und Weinbau). Regional existieren Kalk-Magerrasen, die strukturell aufgrund der häufig einschürigen Mahd

denjenigen der Oberrheinebene ähneln. Eine aktuelle Besiedelung wäre nur in streureichen Brachen mit frisch-feuchtem Mikroklima zu erwarten, da die klimatischen Bedingungen ebenfalls warm und atlantisch geprägt sind. In der Tat verfügen das letzte besiedelte Habitat im Kraichgau (NSG Ersinger Springenhalde) und das bis 2002 besiedelte im Naturraum Strom- und Heuchelberg gelegene (NSG Alter Weinberg) über derartige Strukturen. Diese stehen wahrscheinlich aufgrund von langjähriger Isolation in Kombination mit sich verschlechternden klimatischen Bedingungen kurz vor dem Erlöschen bzw. sind bereits erloschen. Die aktuellen Vorkommen im Neckarbecken sind als Ausläufer der auf den Kalk-Magerrasen und Wacholderheiden der Oberen Gäue (Heckengäu) siedelnden Metapopulationen zu werten.

Das weitgehende Aussterben von *E. medusa* ist in diesem Bezugsraum ähnlich wie am südlichen Oberrhein primär klimatisch bedingt.

Prognose: Nach dem Erlöschen der letzten Restvorkommen im Kraichgau und im Strom- und Heuchelberg ist aufgrund der klimatischen Bedingungen nicht mit einer Neubesiedelung dieser Naturräume zu rechnen. Die randlichen Vorkommen im Neckarbecken sind akut vom Aussterben bedroht, da zahlreiche benachbarte Vorkommen bereits erloschen sind. Es wird für diese Populationen ein Aussterben innerhalb der nächsten zehn Jahre prognostiziert.

5.1.6.3 Rückgangsursachen im Tauber- und Bauland

Sowohl im Bauland als auch im Tauberland ist *E. medusa* aktuell noch verbreitet, jedoch meist in individuenarmen Kleinpopulationen anzutreffen. Gerade im Tauberland existiert ein weites Netzwerk aus Kalk-Magerrasen, Wacholderheiden und mesophilen Streuobstwiesen, die als Habitate genutzt werden können. Klimatisch sind die Bezugsräume als warm bis sehr warm einzuordnen, wobei im Tauberland ein höherer Grad an Kontinentalität erreicht wird. Zahlreiche Standorte sind allerdings von eher trocken-warmer, xerothermer Ausprägung, sodass frisch-feuchte Mikroklimata selten sind. Exakt auf Standorte dieser Ausprägung ist *E. medusa* aktuell bereits beschränkt, ehemals besiedelte trocken-warme Habitate wurden aufgegeben. Der Rückgang in diesen Regionen ist deshalb ebenfalls eindeutig auf klimatische Veränderungen zurückzuführen.

Prognose: *E. medusa* wird trotz ausreichendem Habitatangebot sowohl im Bau- als auch im Tauberland aufgrund des Verlustes geeigneter mikroklimatischer Bedingungen innerhalb der nächsten zehn (Bauland) bis 20 (Tauberland) Jahre aussterben.

5.1.6.4 Rückgangsursachen in der Kocher-Jagst-Region

Ähnlich wie im vorigen Bezugsraum existieren auch in der Kocher-Jagst-Region in den Naturräumen Hohenloher-Haller-Ebenen und Kocher-Jagst-Ebenen noch vereinzelte aktuelle Vorkommen von *E. medusa*. Geeignete Habitate finden sich großflächig in Form von Kalk-Magerrasen(brachen) an den Südhängen von Kocher und Jagst, wobei hier eine trocken-warme mikroklimatische Ausprägung vorherrschend ist. Das Maß der Kontinentalität in diesem ebenfalls recht warmen Bezugsraum nimmt nach Osten hin (Hohenloher-Haller-Ebenen) zu. Der Rückgang von *E. medusa* ist wiederum auf den Verlust frisch-feuchter Mikrohabitate zurückzuführen und damit in erster Linie klimatisch bedingt.

Prognose: Gerade im Ostteil des Bezugsraumes wird ein hohes Maß an Kontinentalität erreicht, das

beispielsweise durch eine erhöhte Anzahl an Schnee- und Frosttagen definiert ist. Dadurch könnte *E. medusa* regional in der Lage sein, diesen Naturraum etwas länger zu besiedeln. Aufgrund der wenigen aktuellen Vorkommen wird trotzdem prognostiziert, dass die Art innerhalb der nächsten zehn bis 20 Jahre aus der Kocher-Jagst-Region verschwinden wird.

5.1.6.5 Rückgangsursachen in den Keuperwaldbergen

In den Keuperwaldbergen ist *E. medusa* aktuell im Schurwald und Welzheimer Wald sowie in den Schwäbisch-Fränkischen Waldbergen verbreitet. Wenigen aktuellen Nachweisen stehen ebenso wenige ältere Funde in dieser schlecht kartierten Region gegenüber. In diesem an Kalk-Magerrasen armen Bezugsraum (vgl. LUBW 2010) weicht *E. medusa* vermehrt auf magere Tal- und Waldwiesen aus. Dieser Habitattyp hat innerhalb des letzten Jahrhunderts stark abgenommen, da entweder die Nutzung der Wiesen intensiviert oder die Flächen aufgeforstet wurden. Klimatisch zeichnen sich die Keuperwaldberge durch ein eher kühl-feuchtes, im Ostteil auch subkontinental geprägtes Großklima aus. Ein belegbarer Rückgang von *E. medusa* fand vor allem im atlantisch geprägten Westteil des Bezugsraumes oder außerhalb der Wälder auf Halbtrockenrasen statt. Innerhalb der Wälder sind Vorkommen wahrscheinlich aufgrund von Lebensraumverlusten (Nutzungsintensivierung, Aufforstung, Hochwaldnutzung) verschwunden. Die Ursachen des Rückgangs von *E. medusa* sind in diesem Bezugsraum also in einer Kombination aus Lebensraum- und Klimaveränderungen zu suchen.

Prognose: Auch in den Keuperwaldbergen sind die letzten Populationen aufgrund von Lebensraumverlusten mittlerweile meist isoliert. So existiert etwa im ehemals militärisch genutzten Übungsgebiet bei Schwäbisch Hall (Altspöck) eine große Population von *E. medusa*. Dies kann als Beleg dafür gelten, dass die Art in dieser Region durchaus noch in der Lage wäre, individuenstarke Metapopulationen auszubilden, wenn geeignete Habitate großflächig innerhalb der Wälder vorhanden wären. Aufgrund der Ausweisung des Gebiets als Bannwald (vgl. RUDMANN & WOLF 2007), wird der Lebensraum jedoch mit der Zeit aufgrund von Sukzession verloren gehen. Infolge der Kombination mit sich weiterhin verschlechternder Klima- und Habitatbedingungen in diesem Bezugsraum wird ein Aussterben von *E. medusa* innerhalb der nächsten 20-30 Jahre prognostiziert.

5.1.6.6 Rückgangsursachen im Albvorland

Im Albvorland ist *E. medusa* im östlichen und mittleren Teil noch vereinzelt und individuenarm verbreitet, während sie im südwestlichen Bereich etwas stetiger auftritt. Geeignete Habitate sind in Form von Kalk-Magerrasen(brachen) sowie Böschungen vorhanden. Mikroklimatisch erweisen sich vor allem die ungenutzten oder gemulchten Habitate als günstig und gewährleisten ein feucht-frisches Milieu. Klimatisch am besten geeignet sind die kühleren Regionen im Südwesten und Osten des Bezugsraumes, in der Tat die Gebiete, in denen *E. medusa* auch aktuell noch stetiger anzutreffen ist. Regional ist die Art im Albvorland von Lebensraumverlusten betroffen. Zum einen wurden magere Offenflächen und Waldwiesen im Naturraum Schönbuch und Glemswald intensiviert oder aufgeforstet und zum anderen verinseln zahlreiche magere Offenlandhabitate (Halbtrockenrasen-Brachen) im gesamten Bezugsraum.

Auch im Albvorland sind die Rückgangsursachen für *E. medusa* in einer Kombination aus

Klimaveränderungen und Habitatverlusten zu suchen, wobei die klimatischen Aspekte die Lebensraumverluste leicht überlagern.

Prognose: Im Bereich des zentralen Albvorlandes (Naturräume Mittleres Albvorland und Schönbuch und Glemswald) halten sich nur noch vereinzelte Vorkommen in strukturell besonders geeigneten Habitaten. Hier ist aufgrund der Isolation der Populationen und der pessimalen Klimaentwicklung von einem Erlöschen innerhalb der nächsten zehn Jahre auszugehen. Etwas positiver stellt sich die Situation in den klimatisch günstigeren Regionen des östlichen und südwestlichen Albvorlandes dar. Doch auch hier ist von einem Erlöschen von *E. medusa* innerhalb der nächsten 20-30 Jahre auszugehen.

5.1.6.7 Rückgangsursachen in den Obere Gäuen

Der Bezugsraum Obere Gäue muss in dieser Analyse in drei Untereinheiten aufgetrennt werden, um vor allem den erheblichen klimatischen Unterschieden gerecht zu werden.

Im Nordteil der Oberen Gäue (Heckengäu) ist *E. medusa* aktuell aufgrund der Verfügbarkeit zahlreicher geeigneter Habitate noch weit verbreitet. Die Populationen sind allerdings beständig rückläufig und meist individuenarm, was auf die recht warmen, wenn auch subkontinentalen Bedingungen in diesem (Teil-)Naturraum zurückzuführen ist.

Je weiter sich die Oberen Gäue vom Südteil des Naturraumes bis zur Baar und zum Alb-Wutach-Gebiet nach Süden erstrecken, desto günstiger werden die klimatischen Verhältnisse. In der Baar-Hochmulde herrschen Bedingungen, die vergleichbar mit denjenigen auf der Schwäbischen Alb sind (LUBW 2006). Auch die Lebensraumbedingungen sind im Südteil aufgrund eines hohen Anteils an Kalk-Magerrasen gut (vgl. LUBW 2010). Streureiche Magerbrachen mit frisch-feuchtem Mikroklima sind im gesamten Bezugsraum vorhanden. Die Ursachen des Rückgangs von *E. medusa*, der vor allem im Heckengäu zu beobachten ist, sind primär auf klimatische Veränderungen zurückzuführen.

Prognose: Die aktuell regressive Bestandsentwicklung von *E. medusa* im Nordteil der Oberen Gäue lässt den Schluss zu, dass die Art dort in den nächsten zehn bis 20 Jahren verschwunden sein wird. Im Südteil der Oberen Gäue wird bei anhaltender Klimaerwärmung ein Aussterben innerhalb der nächsten 30-40 Jahre prognostiziert. In den Naturräumen Baar und Alb-Wutach-Gebiet dürften die klimatischen Bedingungen auch innerhalb des nächsten Jahrhunderts noch für *E. medusa* geeignet sein, sodass davon auszugehen ist, dass sich die Art hier halten können.

5.1.6.8 Rückgangsursachen im Schwarzwald

Im Schwarzwald war *E. medusa* auch historisch, abgesehen von wenigen Randvorkommen, ausschließlich im Südschwarzwald verbreitet. Die Gründe hierfür sind in den durch die sauren Böden bedingten ungeeigneten Lebensraumbedingungen zu suchen, die unter anderem ein Wachstum der wichtigsten Wirtspflanzen-Gattung (*Festuca* spp.) verhindern (vgl. Ansprüche von *Festuca ovina/rubra* agg. in ELLENBERG et al. 1992).

Im Südschwarzwald ist auffällig, dass der atlantisch geprägte und wärmere Teil westlich der Wetterscheide aktuell nicht mehr besiedelt ist, was wahrscheinlich klimatische Ursachen hat, da es sich um eine an Halbtrockenrasen reiche Region handelt (LUBW 2010). Im Ostteil des Südschwarzwaldes ist *E. medusa* auf die wenigen kalkreichen Standorte beschränkt. Eine weitere Verbreitung im klimatisch

sehr gut geeigneten Bezugsraum wird durch die standörtlichen Verhältnisse im Schwarzwald verhindert. Längere Zeit nicht mehr bestätigte Fundorte sind meist aktuellen Kartierungslücken geschuldet. Es kann insgesamt nur im Westteil des Schwarzwaldes von einer regressiven Bestandsentwicklung ausgegangen werden, die primär klimatisch bedingt ist.

Prognose: Aufgrund des kühl-feuchten Klimas im Südschwarzwald ist davon auszugehen, dass sich *E. medusa* östlich der Wetterscheide dauerhaft halten können.

5.1.6.9 Rückgangsursachen auf der Schwäbischen Alb

Die Schwäbische Alb stellt das Verbreitungszentrum von *E. medusa* in Baden-Württemberg dar. Sowohl die klimatischen Bedingungen als auch das Vorhandensein zahlreicher Halbtrockenrasen(-Brachen) ermöglichen der Art die Ausbildung großflächiger Metapopulationsstrukturen. Die Vielfalt an besiedelbaren Habitaten beinhaltet unterschiedlichste mikroklimatische Bedingungen, die von xerothermem Milieu bis zu frisch-feuchten Bedingungen reichen. Im wärmsten Teilareal (Ostalb) der Schwäbischen Alb sowie am Albtrauf sind vereinzelt rückläufige Tendenzen bekannt, die darauf hindeuten, dass auch hier bereits erste klimatisch bedingte Arealregressionen stattfinden.

Prognose: Am klimatisch begünstigten Albtrauf ist mit einem weiteren Rückgang von *E. medusa* zu rechnen, sodass die Art innerhalb der nächsten zehn bis 20 Jahre wahrscheinlich nur noch auf der Albhochfläche zu finden sein wird. Auch auf der Ostalb ist mit weiteren Arealregressionen zu rechnen, die zu einem Aussterben innerhalb der nächsten 40-50 Jahre führen könnten. Auf der mittleren und westlichen Schwäbischen Alb sollten die Klimabedingungen für *E. medusa* auch in ferner Zukunft noch geeignet sein.

5.1.6.10 Rückgangsursachen in Oberschwaben

Beim Bezugsraum Oberschwaben handelt es sich wiederum um eine sowohl klimatisch als auch strukturell sehr diverse Region, die deshalb in verschiedene Teilgebiete aufgetrennt werden muss. Generell gilt, dass für *E. medusa* geeignete Habitate außerhalb der an Halbtrockenrasen reichen Naturräume des Hegaus und des Bodenseebeckens aufgrund der bereits diskutierten Lebensraumsituation in Oberschwaben selten und meist stark isoliert sind. Klimatisch sind genau die Regionen (Hegau und Bodenseebecken) ungünstig, die noch das beste Habitatpotential bieten. Vor allem im südöstlichen Oberschwaben (Allgäu und Adelegg) herrschen dagegen klimatisch durchaus günstige Bedingungen. Diese Verteilung von Klimaeinflüssen und Habitatangebot bedingt die aktuelle Verbreitungssituation von *E. medusa* in diesem Bezugsraum. Aufgrund der Klimaerwärmung sind die Vorkommen im Hegau stark rückläufig und am Bodensee bereits erloschen. Aufgrund fehlender geeigneter Habitate ist die Art im nördlichen Oberschwaben und im Westallgäuer Hügelland bereits selten und ebenfalls rückläufig.

Prognose: In den warmen und atlantisch geprägten Regionen ist aufgrund sich verschlechternder klimatischer Bedingungen ein Erlöschen von *E. medusa* innerhalb der nächsten zehn bis 20 Jahre zu erwarten. Im kontinental geprägten Ostteil des Bezugsraums könnte sich die Art noch länger halten, allerdings sind auch von dort bereits Arealregressionen bekannt geworden. Deshalb wird hier ein Erlöschen aufgrund von Isolation und pessimaler Klimaentwicklung innerhalb der nächsten 40-50 Jahre

prognostiziert.

Bei gleichbleibender Klimaerwärmung dürfte sich das Verbreitungsareal von *E. medusa* in Baden-Württemberg deutlich verkleinern. Diese Arealregression wäre weitgehend unabhängig von Lebensraumveränderungen sowohl im negativen wie auch im positiven Sinne. Die folgende Abbildung (Abb. 5.1) zeigt die aktuelle Verbreitung und den prognostizierten Rückgang über eine Zeitspanne von zehn und 50 Jahren.

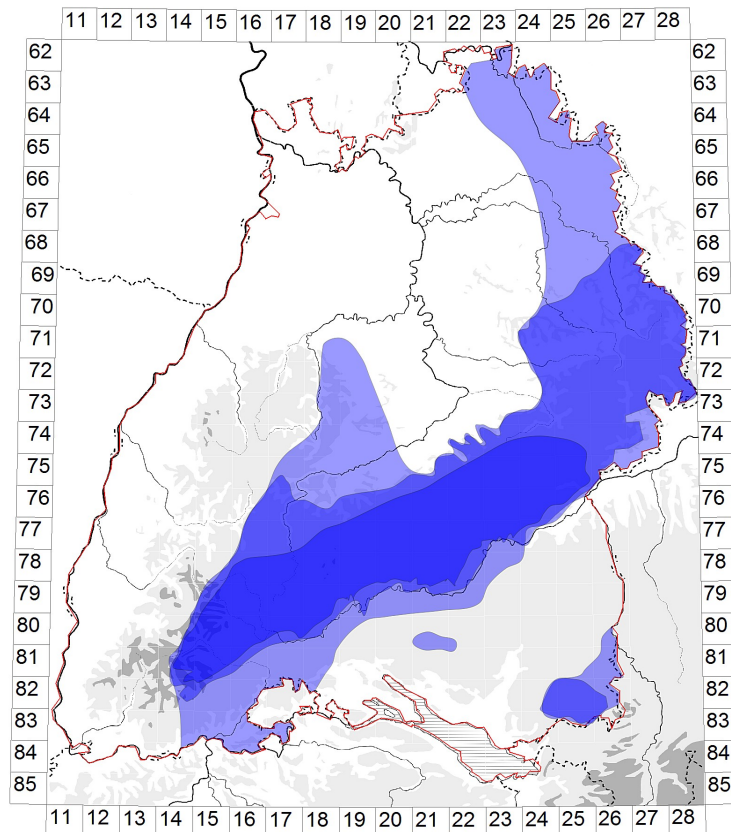


Abb. 5.1: Aktuelle und prognostizierte Verbreitung für die Zeitspanne von zehn und 50 Jahren von *E. medusa* in Baden-Württemberg.

hellblauer Bereich: Aktuelle Verbreitung von *E. medusa*

intermediärer Bereich: Prognostizierte Verbreitung in zehn Jahren

dunkelblauer Bereich: Prognostizierte Verbreitung in 50 Jahren

5.1.6.11 Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von *E. medusa* in Baden-Württemberg

Im Gegensatz zu zahlreichen anderen Arten der Halbtrockenrasen ist *E. medusa* auf einen starken Saum- und Brachecharakter ihrer Habitate angewiesen. Während Halbtrockenrasen-Spezialisten von einer regelmäßigen Schafbeweidung und der damit einhergehenden Offenhaltung der Habitate profitieren, erfährt *E. medusa* durch diese Nutzung regional Lebensraumverluste durch den entstehenden Mangel an Bracheflächen und Säumen und dem daraus resultierenden Wegfall von Larvalhabitaten mit feucht-frischem Mikroklima. Die aktuell generell im Naturschutz angewandte und durchaus sinnvolle Praxis der Schafbeweidung und der extensiven Mahd hat auf die Art also einen eher negativen Effekt.

Der Erhaltung geeigneter Bedingungen im Larvalhabitat muss jedoch besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden (ANTHES et al. 2003, KONVICKA et al. 2003, THOMAS et al. 2009). Die Schaffung geeigneter mikroklimatischer Bedingungen im Larvalhabitat spielt gerade in wärmeren und atlantisch geprägten Regionen in Zeiten der Klimaerwärmung eine wichtige Rolle. Zahlreiche Reliktpopulationen in diesen Regionen (z.B. Tauberland, Kraichgau, Kocher-Jagst-Region, Heckengäu, Albvorland, Hegau) belegen, dass *E. medusa* dort aktuell noch überlebensfähig wäre, wenn geeignete Habitate großflächig und in guter Verknüpfung vorhanden wären. Die geringen Populationsgrößen und die momentane Isoliertheit vieler *Patches* verhindern jedoch eine weitere Verbreitung der Art.

Wahrscheinlich würde eine Ausbreitung von *E. medusa* in den warmen und atlantisch geprägten Regionen selbst bei Neuschaffung geeigneter Lebensräume in unmittelbarer Nähe der aktuellen Populationen nicht mehr stattfinden. Durch die geringen Populationsgrößen und Individuenzahlen verfügen die Vorkommen über keinerlei Ausbreitungsdruck. Möglicherweise liegt auch bereits eine genetische Verarmung der einzelnen Populationen vor (vgl. CODY & OVERTON 1996, DEN BOER 1990, HEINO & HANSKI 2001, SHTICKZELLE et al. 2006). Diese Vermutung wird dadurch untermauert, dass in diesen Regionen niemals Falter außerhalb der eigentlichen Kernhabitate nachgewiesen werden konnten. Um *E. medusa* möglichst lange in den wärmeren Regionen erhalten zu können, müssten folgende Schutz- und Pflegemaßnahmen umgesetzt werden:

- Erhalt bzw. Schaffung eines Verbundnetzes aus versaumten Halbtrockenrasen, mageren Böschungen und Brachen
- Erhalt bzw. Schaffung von geeigneten Larvalhabitaten mit feucht-frischem Mikroklima durch Aussparen von randlichen Bereichen und Säumen von der Schafbeweidung und durch Rotationsmahd
- extensive Landnutzung zur Verhinderung allgemeiner Eutrophierung gerade außerhalb der Naturschutzgebiete

Wichtig für den Schutz von *E. medusa* in Baden-Württemberg wäre vor allem der Erhalt der großflächigen Metapopulationen auf der Schwäbischen Alb und im Südteil der Oberen Gäue. In diesen klimatisch günstigen Regionen scheint eine extensive Schafbeweidung die Populationen der Art nicht einzuschränken, sondern eher zu fördern, da dadurch zahlreiche Habitate vor der Sukzession und Verbuschung bewahrt werden. Die Aufrechterhaltung der Metapopulationen ist zudem durch den hohen Anteil magerer Brachen außerhalb der Naturschutzgebiete möglich. Dies ist durch die in größeren

Höhenlagen geringeren Stickstoffeinträge aus der Landwirtschaft erklärbar (vgl. DUPRE et al. 2010, STEVENS et al. 2010). Es handelt sich damit in diesen Regionen um einen Ist-Zustand, der nur zu erhalten wäre, um *E. medusa* zu fördern. Geeignete mikroklimatische Bedingungen entstehen allein aufgrund des kühlen Großklimas, der extensiven Nutzung und der geringen Stickstoffeinträge. Um diesen Zustand für die Zukunft zu bewahren, muss das vorrangige Ziel sein, die Metapopulationsstrukturen von *E. medusa* aufrecht zu erhalten (vgl. HANSKI 1999, DOVER & SETTELE 2009, KRÄMER et al. 2012). Dies funktioniert über die Verknüpfung der Habitats über Saum- und Leitstrukturen und Trittstein-Biotop (z.B. oben angesprochene kleinflächige Brachen außerhalb von Naturschutzgebieten). Hierzu sollte einerseits die extensive Nutzung innerhalb der Naturschutzgebiete fortgesetzt und andererseits die Nutzung außerhalb nicht weiter intensiviert werden. Gerade eine intensivierte Grünlandnutzung würde zu einer Erhöhung der Stickstoffeinträge führen (DUPRE et al. 2010, STEVENS et al. 2010). Zudem darf der Flächenverbrauch durch Siedlungs- und Straßenbau nicht weiter ungehindert fortschreiten. Häufig werden im Zuge dessen gerade die als wertlos erachteten Brachen, die die besten Habitats für *E. medusa* darstellen, überbaut. Der Wert derartiger Flächen (z.B. Industriebrachen, sogenanntes Ödland) für *E. medusa*, aber auch für zahlreiche weitere Arten (z.B. Nachtkerzenschwärmer (*Proserpinus proserpina*), Blauflügelige Ödlandschrecke (*Oedipoda caerulea*)) ist enorm und muss als solcher häufig im Naturschutz erst noch erkannt werden (vgl. BALMER & ERHARDT 2000). In der Landschaft generell, als auch auf kleinerer Maßstabsebene in Naturschutzgebieten, empfiehlt sich häufig eine kleinparzellierte Nutzung, die es erlaubt, verschiedene Habitatskomponenten miteinander zu verknüpfen. Dies ist in heutiger Zeit moderner, maschineller Landnutzung leider nur noch selten durchsetzbar. Große ackerbaulich genutzte Gebiete und Intensiv-Grünland können aufgrund ihrer Ausdehnung als Isolatoren auf die ausbreitungsschwachen Falter wirken (vgl. SCHMITT et al. 2000). Innerhalb von Naturschutzgebieten empfiehlt sich das Prinzip der Rotationsmahd und im Falle einer Schafbeweidung eine Wanderschäfferei, um auch hier unterschiedliche Strukturelemente auf kleinem Raum und in enger Verzahnung zu schaffen.

Wie aus historischen Quellen belegt ist, war *E. medusa* in früherer Zeit nicht ausschließlich auf offene bis halboffene Lebensräume beschränkt, sondern durchaus auch in lichten Wäldern zu finden (ZINNERT 1966, EBERT & RENNWALD 1991b). Hierbei handelte es sich keinesfalls ausschließlich um magere Waldwiesen oder Schneisen, sondern auch um lichte Waldstrukturen an sich. Heutzutage finden sich derartige Vorkommen noch sehr vereinzelt auf der Schwäbischen Alb. Die Öffnung der Wälder, die in den nachfolgenden Kapiteln für *E. aethiops* und *E. ligea* noch ausführlicher besprochen wird, dürfte deshalb auch für *E. medusa* förderlich sein.

Die angesprochenen extensiv genutzten Wald- und Talwiesen sowie andere magere Offenhabitats im Wald sind mit Sicherheit Lebensraumtypen, die aufgrund von intensivierter Nutzung und Aufforstung innerhalb des letzten Jahrhunderts extrem zurückgegangen sind. Hier wäre ebenfalls ein Umdenken hin zu einer extensiveren Nutzungsweise wünschenswert, was neben *E. medusa* auch zahlreiche andere Arten fördern würde.

Im recht günstigen Großklima Oberschwabens könnten außerdem versuchsweise geeignete Habitats in Naturschutzgebieten in Form von streureichen, mageren Brachen, die in mehrjährigen Abständen gemulcht werden, geschaffen werden. Dies sollte in unmittelbarer Umgebung aktueller Vorkommen an Ersatzhabitats erfolgen, um ein Vorkommen von *E. medusa* innerhalb von Naturschutzgebieten

gewährleisten zu können.

5.1.6.12 Einstufung von *E. medusa* für die neue Rote Liste

Die folgende Tabelle gibt die auf der Grundlage der ausgewerteten Funddaten erfolgte Gefährdungseinschätzung in den jeweiligen Großräumen an (Tab. 5.1).

Tab. 5.1: Einstufung von *E. medusa* in die Rote Liste Baden-Württembergs und der Großräume.

Region	OR	SW	NT	SA	OS	BW
Gefährdung	0	3	3	X	2	3

Legende: Region: OR = Oberrheinebene, SW = Schwarzwald, NT = Neckar-Tauberland, SA = Schwäbische Alb, OS = Oberschwaben, BW = Baden-Württemberg. Gefährdung: X = Ungefährdet, 3 = Gefährdet, 2 = Stark gefährdet, 0 = Erloschen/Verschollen.

In der Oberrheinebene muss *E. medusa* aktuell als ausgestorben angesehen werden. Dies deckt sich mit der Einstufung in der letzten Roten Liste (EBERT et al. 2005).

Im Schwarzwald wird eine Erhöhung der Gefährdungseinstufung von der Vorwarnliste in den Status „Gefährdet“ vorgeschlagen, da die Art in dieser Region nur vereinzelt auftritt und weite Bereiche nicht besiedelt werden.

Im Neckar-Tauberland wird die Einstufung als „Gefährdet“ beibehalten. Einerseits ist die Art in zahlreichen Teilräumen stark rückläufig (Kocher-Jagst-Region, Keuperwaldberge, Schurwald und Welzheimer Wald, Albvorland), andererseits existieren jedoch zumindest im großen Naturraum der Oberen Gäue noch ausgeprägte Metapopulationen und auch im Tauberland ist *E. medusa* noch etwas weiter verbreitet.

Auf der Schwäbischen Alb kann die Art weiterhin als ungefährdet gelten, da sich individuenreiche Metapopulationen von der Ostalb bis hin zur Westalb erstrecken. Allein in den Traufzonen sind leichte Rückgänge zu verzeichnen und klimatisch bedingte Gefährdungspotentiale vorhanden.

In Oberschwaben wird eine Erhöhung der Gefährdungseinstufung in den Status „Stark gefährdet“ empfohlen, da *E. medusa* in dieser Region nur noch im Westallgäuer Hügelland etwas weiter verbreitet ist. In zahlreichen weiteren Naturräumen dagegen ist die Art mittlerweile bis auf wenige isolierte und individuenarme Restpopulationen zurückgedrängt oder gar ganz erloschen. Außerdem stehen nur noch wenige Ersatzhabitate wie ehemalige Kiesgruben, Bahnböschungen und Verkehrsnebenflächen zu Verfügung, die *E. medusa* Lebensraum bieten können.

Insgesamt wird für *E. medusa* eine Erhöhung der Gefährdungseinstufung in den Status „Gefährdet“ empfohlen, da die Art außerhalb ihres Verbreitungsschwerpunktes überall rückläufig ist und kurz- bis mittelfristig wohl in zahlreichen weiteren Regionen verschwinden wird.

5.2 *E. aethiops*

5.2.1 Hypothese 1 (Arealodynamik)

Der Bestandsrückgang von *E. aethiops* ist europaweit zu beobachten. Belege für diese Entwicklung liegen für Großbritannien, für Frankreich, für Belgien und Luxemburg, für die Schweiz sowie für die tschechische und slowakische Republik vor (GONSETH 1987, SBN 1987, GOFFART et al. 1999, LAFRANCHIS 2000, KINKLER 2005, SONDEREGGER 2005, ALTERMATT et al. 2006, FRANCO et al. 2006, HERRMANN 2009, SLAMOVA et al. 2011, KIRKLAND 2012). In Großbritannien werden klimatische Ursachen für diesen Rückgang vermutet (FRANCO et al. 2006). Auch für Deutschland ist eine Arealregression vor allem für den atlantisch geprägten Norden belegt (KRAUS 1993, GELBRECHT et al. 1995, WEIDEMANN 1995, FARTMANN 2004, RETZLAFF & KINKLER 2004, KINKLER 2005, LEOPOLD 2006, SCHULTE et al. 2007). Ursachen für diesen Rückgang werden jedoch meist (zu Recht) in Lebensraumveränderungen gesucht, während der Aspekt der Klimaveränderung noch nicht eindeutig belegt ist.

Für Baden-Württemberg konnte die Arealregression von *E. aethiops* anhand der Auswertung von Funddaten und vor allem durch Begehung ehemaliger Nachweisorte belegt werden. An etwa 70 ehemals belegten, vornehmlich in den wärmeren und atlantisch geprägten Regionen (Oberrheinebene, Kraichgau und Neckarbecken, Tauberland, Kocher-Jagst-Region, Albvorland, Oberschwaben) angesiedelten Vorkommensorten konnte die Art nicht mehr bestätigt werden.

Die Analysen zur Habitatqualität belegen, dass in den verschiedenen Bezugsräumen Baden-Württembergs unterschiedlich gute Voraussetzungen für eine Besiedlung durch *E. aethiops* vorliegen. Demnach müssten die Bezugsräume Schwäbische Alb und Tauberland signifikant besser besiedelt sein als das Albvorland, die Oberen Gäue und Oberschwaben. Dies kann nur für die Schwäbische Alb in Gänze bestätigt werden. Dagegen sind auch im Tauberland in vergleichbarem Maße wie in den Oberen Gäuen oder in Oberschwaben Bestandsrückgänge zu beobachten. Allein unter Berücksichtigung der Klimaparameter ergibt sich das heutzutage zu beobachtende Verbreitungsbild. Auf der Schwäbischen Alb sind die Bedingungen signifikant besser als in allen anderen Bezugsräumen, im Albvorland (wo nur noch ein Vorkommen bekannt ist) signifikant schlechter als in den übrigen Bezugsräumen.

Die unter Hypothese 1 gemachten Annahmen, dass der Rückgang von *E. aethiops* tatsächlich stattgefunden hat und nicht auf Kartierungsdefizite zurückzuführen ist und dass diese Regression nicht (nur) durch verschlechterte Lebensraumbedingungen begründet ist, können somit bestätigt werden.

5.2.2 Hypothese 2 (Metapopulationsdynamik)

Im Rahmen der Untersuchungen und einfacher statistischer Analysen konnte nicht belegt werden, dass *E. aethiops* von einer guten Verknüpfung der Habitate und von besonders großflächigen Lebensräumen abhängig ist. Die Konnektivität war sogar bei unbesiedelten Habitaten größer als bei besiedelten. Auch die komplexen Analysen ergaben keinerlei Hinweise auf einen signifikanten Einfluss dieser geographischen Parameter auf ein Vorkommen von *E. aethiops*.

Sind also diese Größen ohne jegliche Bedeutung für die Art? Hierbei muss zuerst wieder auf das bereits bei *E. medusa* erwähnte methodische Problem der Auswahl von maximal vier *Patches* je Quadrant hingewiesen werden. Das reduziert den Wert der Konnektivität im Verbreitungszentrum (Schwäbische Alb) erheblich. Weiterhin sind vor allem durch den Sturm *Lothar* (1999) potentiell besiedelbare Habitate

in den meisten Wäldern in guter Verknüpfung vorhanden. Es muss berücksichtigt werden, dass dieser Zustand erst durch das Sturmereignis eingetreten ist. Zuvor waren die Hochwälder weitgehend geschlossen und boten nur entlang strukturell geeigneter Waldwegsäume und Schneisen Lebensraum für *E. aethiops*. Wären die Erhebungen zu dieser Zeit durchgeführt worden, wäre wahrscheinlich ein signifikanter Einfluss von Konnektivität und Flächengröße nachweisbar gewesen. Dass die Art außerhalb der Schwäbischen Alb nicht in der Lage war, sich flächig auf den Sturmwurfflächen auszubreiten, hat strukturelle, klimatische und wohl auch genetische Ursachen (s. u.). In einigen Bezugsräumen (Obere Gäue, Oberschwaben) entwickeln sich durch die standörtlichen Gegebenheiten (Böden, Eutrophierung) strukturelle Verhältnisse (Brennnesselfluren, Fehlen von Wirtspflanzen) auf den Sturmwurfflächen, die eine Besiedlung durch *E. aethiops* nicht zulassen. Zusätzlich werden die in den meisten Fällen bereits individuenarmen Populationen durch die großklimatischen Bedingungen an diesen Standorten und durch die langjährige Isolation, einhergehend mit genetischer Verarmung, geschwächt und verlieren jeglichen Ausbreitungsdruck, den vitale Populationen entwickeln (vgl. CODY & OVERTON 1996, DEN BOER 1990, HEINO & HANSKI 2001, SHTICKZELLE et al. 2006).

Generell wird der Flächenanspruch von *E. aethiops* etwas höher eingeschätzt als der von *E. medusa* (vgl. SETTELE et al. 1999), was im Rahmen dieser Arbeit durch einen Vergleich der Flächengrößen besiedelter Habitate belegt werden kann. Aufgrund der häufig linienförmigen Habitate (Säume entlang von Waldwegen und -rändern) lässt sich allerdings die besiedelte Fläche im Falle von *E. aethiops* nur schlecht quantifizieren.

E. aethiops ist etwas mobiler als *E. medusa* (vgl. SETTELE et al. 1999) und damit etwas weniger von Metapopulationsstrukturen abhängig. Dies hängt auch damit zusammen, dass gerade in größeren Waldgebieten Verknüpfungen der *Patches* über Waldwege und -säume automatisch vorhanden sind und diese auch als Habitate an sich genutzt werden können. Allerdings ist die Art nicht in der Lage größere Distanzen (> 1-2 km) über ungeeignete Offenlandhabitate zurückzulegen, weshalb sie generell eher als wenig mobil einzustufen ist (KIRKLAND 2012). Die Mobilität der Art ist in klimatisch günstigen Regionen stark erhöht, während sie unter pessimalen Klimabedingungen deutlich reduziert ist (vgl. THOMSON 1980). So zeigte beispielsweise die letzte verbliebene Population im Schönbuch keinerlei Ausbreitungstendenzen nach den Stürmen *Wiebke* (1990) und *Lothar* (1999). Ähnliches wurde in Nordengland beobachtet, wo *E. aethiops* auf lichte Kalkhänge beschränkt ist und nicht in der Lage war, neu entstandene Kahlschläge als Habitate zu nutzen (DENNIS 1992).

Zusammenfassend kann davon ausgegangen werden, dass sowohl Konnektivität als auch Flächengröße einen signifikanten Einfluss auf ein Vorkommen von *E. aethiops* haben. Aufgrund der angewandten Methodik und der aktuellen Lebensraumsituation konnte dies jedoch im Rahmen der Untersuchungen nicht nachgewiesen werden.

5.2.3 Hypothese 3 (Habitatpräferenzen)

Für *E. aethiops* geeignete Habitate lassen sich hinreichend anhand der aufgenommen Parameter beschreiben. Besiedelte Flächen zeichnen sich durch eine Kombination von signifikant von unbesiedelten *Patches* unterscheidbaren Strukturparametern aus.

E. aethiops bevorzugt stark hanggeneigte Habitate, die über eine signifikant erhöhte potentielle

Besonnungsdauer verfügen. Dies unterstreicht die Bindung der Art an lichte und strukturreiche Lebensräume. *E. aethiops* ist damit eine typische Lichtwaldart.

Die ermittelten Werte zur potentiellen Besonnungsdauer liegen deutlich über den für die Nordeifel ermittelten. Hier betrug die potentielle Sonnenscheindauer im Juni 4-6 h, die Larvalhabitate befanden sich mehr im lichten Waldesinneren (LEOPOLD 2006). Auch am letzten Fundort im schweizerischen Thurgau liegen die Eiablageplätze höchstwahrscheinlich mehr im lichten Waldesinneren (HERRMANN 2009). Möglicherweise sind die im Rahmen der Untersuchungen ermittelten hohen Werte der potentiellen Besonnungsdauer auch darauf zurückzuführen, dass dieser Parameter ausschließlich im Winter erfasst wurde. Zu dieser Jahreszeit wird das Einstrahlungsfenster auf dem verwendeten Horizontoskop nur durch die schmalen Äste, nicht jedoch durch deckendes Blattwerk überschattet. Hierdurch könnten die Unterschiede von 2-3 h zumindest teilweise erklärt werden. Wichtig war in diesem Fall, dass die Vergleichbarkeit innerhalb der eigenen Untersuchungen gewahrt wurde, was durch die ausschließliche Aufnahme dieses Parameters im Winter gewährleistet ist.

Ähnlich wie bei *E. medusa* ist die Höhe der Krautschicht in besiedelten *Patches* signifikant reduziert. Dies ist im Falle von *E. aethiops* weniger auf die Nutzungsweise (nur in ganz wenigen Fällen werden die Habitate schafbeweidet), sondern auf die geringere Produktivität der Standorte zurückzuführen. Sie begünstigt das Wachstum von Grasarten magerer Standorte, wie etwa *B. pinnatum*. An den produktiven Standorten ist dagegen häufig das hochwüchsige *C. epigejos* dominant.

Die Deckungsgrade niedriger Strauchschichten sind in besiedelten Habitaten signifikant reduziert. Niedrige Strauchschichten spielen ausschließlich außerhalb der Waldhabitate in den Halbtrockenrasen und Wacholderheiden der Oberen Gäue und der Schwäbischen Alb eine nennenswerte Rolle. Hier weisen die hohen Werte unbesiedelter *Patches* auf zunehmende Sukzession und Verholzung hin, die zu einer Verdrängung der gräserreichen Brachen und im Anschluss zu einem Verlust der Larvalhabitate von *E. aethiops* führen.

Hohe Werte bei den Deckungsgraden der Kraut- sowie der Moos- und Streuschichten in Kombination mit signifikant verringerten Deckungsgraden von Offen- und Rohbodenstellen beschreiben, analog zu *E. medusa*, die strukturellen Ansprüche an das Mikrohabitat. Dieses zeichnet sich wiederum durch ein feucht-frisches Mikroklima im ungenutzten und mageren Saum aus. Auch in der Nordeifel spielt die deckende Kraut- und Streuschicht eine entscheidende Rolle in den Larvalhabitaten von *E. aethiops* (LEOPOLD 2006). Im Kanton Thurgau ist die Streuschicht an potentiellen Eiablagestellen geringer. Dies wird jedoch durch die gute Wasserversorgung des Bodens an diesem Standort kompensiert (HERRMANN 2009).

Weitere signifikante Unterschiede zwischen besiedelten und unbesiedelten *Patches* existieren hinsichtlich der Wirtspflanzen. Die herausragende Rolle nimmt hierbei *B. pinnatum* ein. Dagegen weisen hohe Deckungsgrade von *C. epigejos*, *B. sylvaticum* und *Molinia* spp. eher auf für *E. aethiops* ungeeignete Strukturen hin. Dass diese Werte je nach Bezugsraum sehr differenziert betrachtet werden müssen, wurde bereits im Ergebnisteil erwähnt. Generell entsprechen die Beobachtungen zum Larvalhabitat von *E. aethiops* denen, die auch in anderen Regionen Europas gemacht wurden.

In der Nordeifel, wo *B. pinnatum* die einzige Wirtspflanze ist, liegen die Larvalhabitate mehrheitlich in Karbonat-Kiefern-Trockenwäldern, teilweise aber auch in versaumten Kalk-Magerrasen und an Waldmänteln. Der am häufigsten vorgefundene Habitattyp besteht aus bodentrockenen Hangwäldern

mit geringer Baumdeckung (10-30 %), fast geschlossener Krautschicht und 6-10 cm hoher Streuauflage aus Altgras. Die Eiablage erfolgte hier durchschnittlich 26 cm oberhalb des Bodens sowohl an die Wirtspflanzen als auch an umgebendes lebendes oder totes Pflanzenmaterial (LEOPOLD 2006).

Ähnliche Beobachtungen existieren auch aus dem Kanton Thurgau (Schweiz), wo *B. pinnatum* und *Molinia caerulea* als Wirtspflanzen in Frage kommen. Hier befinden sich die Eiablageplätze in sehr dichter, von Süßgräsern dominierter, nicht bodentrockener, sondern eher frischer Krautschicht (40 cm Höhe, 95 % Deckung) mit *M. caerulea* oder *B. pinnatum*. Die Dicke der Filzstreu beträgt hier 0,5-2 cm. Es existiert ein Mosaik aus Schatten und Lichtflecken, mit einer Gehölzdeckung von mindestens 25 % bis zu 80 %. Die Bereiche werden nicht gemäht, weshalb einzelne Hochstauden und Junggehölze wachsen können (HERRMANN 2009).

In Wallonien konnte die Eiablage von *E. aethiops* sowohl an exponierte und beschattete Blätter von *B. pinnatum*, als auch an krautige Pflanzen (*Galium* sp.) und an Wacholder (*Juniperus communis*) in einer Höhe von 1-2 m beobachtet werden (GOFFART et al. 1999). Die Autoren erklären diese Streuung mit der Hypothese des „*risk-spreading*“, das einen Totalverlust der Eier durch Prädation oder Parasitismus vermeiden soll.

In Nordwesteuropa (Schottland, Nordengland) wurden die Larven vor allem in überflutetem, artenreichem und moorigem Grasland gefunden, während die Dichte der Larvalstadien in sauren, artenarmen Dominanzbeständen von *M. caerulea* deutlich abnahm. Daraus wird gefolgert, dass Pfeifengras zwar als Wirtspflanze dienen kann, jedoch keinesfalls die einzige oder wichtigste Wirtspflanze der Art in dieser Region ist (KIRKLAND 2012). Die Eiablage erfolgte meist 1-6 cm oberhalb des Bodens in verschiedene Vegetationstypen mit Krautschichthöhen von 8-21 cm.

Generell kann, wie bei *E. medusa*, eine Bevorzugung luftfeuchter, stärker überschatteter Standorte mit frisch-feuchtem Mikroklima in den Larvalhabitaten festgestellt werden, vor allem in den warmen und atlantisch geprägten Regionen Baden-Württembergs. Dies kann für die Fundorte im lichten Mittelwald am südlichen Oberrhein und für die strukturreichen Saum- und Lichtwaldhabitate im Tauberland belegt werden. Weiterhin zeichnen sich diese Standorte durch eine starke Einnischung bei Vermeidung von voller Südexposition aus. Im Gegensatz dazu verfügen die aktuell besiedelten Standorte im kontinental geprägten Teil Oberschwabens (Westallgäuer Hügelland, Adelegg) über eine gänzlich verschiedene mikrostrukturelle Ausstattung. Auffällig ist vor allem das Fehlen hoher Deckungsgrade von Kraut- und Streuschichten. Zu erklären ist dies durch die an diesen Standorten herrschenden frisch-feuchten Bedingungen, die die Pufferwirkung von Kraut- und Streuschicht verzichtbar machen.

Wie für *E. medusa* konnte auch für *E. aethiops* nachgewiesen werden, dass Südexpositionen in der Vergangenheit in warmen Bezugsräumen (Oberrheinebene, Tauberland, Kocher-Jagst-Region) überproportional vom Erlöschen betroffen waren.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass sich anhand der ausgewählten Parameter für *E. aethiops* geeignete Habitate gut beschreiben lassen. Dies wurde zudem durch die Definition von Optimalhabitaten und die nachfolgende Auswertung nach Habitatqualität nachgewiesen. Es besteht außerdem ein eindeutiger Trend hin zur Bevorzugung von lokalklimatisch kühleren Habitaten in warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen, der sich durch eine Kombination von Strukturparametern beschreiben lässt.

5.2.4 Hypothese 4 (Einfluss der Winterkälte)

Im Rahmen der Untersuchungen war es aus Platz- und Zeitgründen nicht möglich, die mit *E. medusa* praktizierten Überwinterungsversuche auch mit den Larvalstadien von *E. aethiops* durchzuführen. Es kann deshalb keine Aussage über den Einfluss der Winterkälte auf die Präimaginalstadien der Art getroffen werden.

Die Ergebnisse zu den Untersuchungen der mikrostrukturellen Ansprüche der Larvalstadien (s. vorige Hypothese) lassen jedoch vermuten, dass *E. aethiops* in ähnlicher Weise wie *E. medusa* auf wechselhafte Wintertemperaturen und trocken-warme Frühjahre und Sommer reagieren dürfte. Hierfür spricht sowohl die enge Bindung an frisch-feuchte Mikrohabitate als auch die Vermeidung offener, voll südexponierter Standorte in warmen und atlantisch geprägten Regionen.

5.2.5 Hypothese 5 (Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen)

Mehr noch als *E. medusa* ist *E. aethiops* an Habitate mit Brache- oder Saumcharakter gebunden (vgl. EBERT & RENNWALD 1991b, LEOPOLD 2006, SLAMOVA et al. 2013). Die Entwicklung der Larvalstadien ist ausschließlich in Brachen erfolgreich. Die Art ist also weitgehend unabhängig von einer Mahd oder einer Beweidung. Allerdings muss irgendeine Form der Nutzung vorhanden sein, um Sukzession und das Zuwachsen der Habitate zu verhindern (LEOPOLD 2006, HERRMANN 2009). Im Übergangsbereich zum Offenland (Halbtrockenrasen, Wacholderheiden) wird dies durch eine extensiv durchgeführte Schafbeweidung gewährleistet. Entlang von Waldwegen trägt jahrweises Mulchen zur Aufrechterhaltung der gräserreichen Säume bei. Im Wald selbst entstehen geeignete Habitate in Zeiten der Hochwaldnutzung durch Verzicht auf Kahlschläge und Aufgabe traditioneller Waldnutzungsformen nicht mehr neu. Hier ist die Art momentan auf zufällige Ereignisse wie Stürme angewiesen.

Die Abhängigkeit von einem Brachecharakter, einhergehend mit der Abhängigkeit von deckenden Kraut-, Moos- und Streuschichten, ist wiederum auf die mikroklimatischen Ansprüche der Larvalstadien zurückzuführen. Die wichtigste Wirtspflanze *B. pinnatum* ist eine typische Art der Brachen und einer der ersten Anzeiger einer beginnenden Versaumung, weshalb eine Bindung an diese Habitate auch durch die Wirtspflanze bedingt ist (SEBALD et al. 1998).

5.2.6 Rückgangsursachen von *E. aethiops*

E. aethiops war früher recht weit in Baden-Württemberg verbreitet und fehlte nur in weiten Teilen des Schwarzwaldes und in Bereichen der mittleren und nördlichen Oberrheinebene sowie des Neckarbeckens. Das Fehlen der Art im Schwarzwald ist auf die sauren Böden und die dadurch bedingte Vegetation, z.B. das Fehlen der wichtigsten Wirtspflanze *B. pinnatum*, zurückzuführen. In den beiden anderen Regionen gründet sich die Absenz von *E. aethiops* wahrscheinlich auf eine Kombination aus atlantisch geprägten und sehr warmen Klimabedingungen und regional (nördlicher Oberrhein) sauren Böden.

Die Ansprüche der auch als „mesophile Waldart“ bezeichneten *E. aethiops* sind am besten in lichten Wäldern und an deren Säume und Übergangsbereichen zu Offenlandhabitaten erfüllt (EBERT & RENNWALD 1991b, WEIDEMANN 1995, SETTELE et al. 1999, SONDEREGGER 2005, LEOPOLD 2006, SLAMOVA et al. 2013). Auf den meist kalkreichen Böden entwickelt sich das Spektrum an Wirtspflanzen, das die Art benötigt. In den

meisten Regionen ist dabei ein dominantes Auftreten von *B. pinnatum* eine essentielle Bedingung für das Vorkommen von *E. aethiops*. Ähnlich wie für *E. medusa* ist auch für *E. aethiops* ein frisch-feuchtes Mikroklima die Voraussetzung dafür, dass sich die Larvalstadien erfolgreich entwickeln können (vgl. LEOPOLD 2006). Dieses Mikroklima stellt sich am besten durch eine Kombination hoher Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und Streuschicht sowie von Strauch- und Baumschichten teilbeschattete Bereiche ein. Allerdings müssen die Larvalhabitate noch genügend Licht erhalten, komplett beschattete Stellen werden gemieden. Als Grenzwert hat sich ungefähr die Menge an Sonnenlicht erwiesen, die dafür notwendig ist, dass die Wirtspflanze *B. pinnatum* noch blühfähig ist (vgl. LEOPOLD 2006). Das so entstandene Mikroklima dient als Puffer gegenüber Witterungsextremen während der Entwicklung (Starkfröste, Wärmeperioden im Winter, anhaltende Trockenheit und Hitze im Sommer). In Schottland und Nordengland wird ebenfalls eine erhöhte Grundfeuchtigkeit in den (Larval-)Habitaten als der entscheidende Faktor für ein Vorkommen von *E. aethiops* vermutet (KIRKLAND 2012). Im Gegensatz zu anderen Arten aus der Unterfamilie der Satyrinae ist *E. aethiops* anscheinend nicht in der Lage während der Überwinterung kurze Fressphasen zum Ausgleich von temperaturbedingten Energieverlusten einzuschieben, was die erhöhte Sensibilität während der Hibernation erklären könnte (vgl. KIRKLAND 2005, LEOPOLD 2006). Es gibt außerdem Hinweise darauf, dass auch die Imagines während extremer Hitze- und Trockenheitsperioden auf kühle, wechselschattige und luftfeuchte Bereiche als Rückzugsmöglichkeiten angewiesen sind (HERRMANN 2009, SLAMOVA et al. 2011).

Die komplexen Analysen haben gezeigt, dass der Rückgang von *E. aethiops* besser durch Lebensraumveränderungen erklärbar ist als durch die Klimaerwärmung. Dies ist vor allem dadurch bedingt, dass die Art aktuell noch in den warmen Regionen des südlichen Oberrheins und des Tauberlandes vertreten ist. Nichtsdestotrotz weisen die Einzelanalysen ebenfalls auf einen höchst signifikanten Zusammenhang zwischen Klimaerwärmung und Rückgang von *E. aethiops* hin. Für die folgende Diskussion erweist es sich als praktikabel, eine Trennung in mesophile Wald- und mehr xerotherme Übergangshabitate zum Offenland vorzunehmen.

5.2.6.1 Waldhabitate

In Waldhabitaten spielt in warmen und atlantisch geprägten Regionen (etwa am Oberrhein oder im Albvorland) die Klimaerwärmung mit Sicherheit eine Rolle, ihr Effekt wird jedoch durch die Veränderungen in den Lebensräumen komplett überlagert. So ist die Aufgabe ehemaliger Vorkommensorte in Wäldern fast immer mit fortschreitender Sukzession und damit einhergehender Verschattung korreliert. Durch die aktuelle Hochwaldnutzung haben sich die Habitate stark negativ verändert. Häufig führt die Sukzession in Kombination mit atmosphärischen Stickstoffeinträgen zu Dominanzbeständen von Brombeere, Brennnessel und Asiatischem Springkraut, die an den Säumen die Magerkeit liebenden Gräser wie *B. pinnatum* oder *M. caerulea* verdrängen. Diese müssen aber ausgedehnte Dominanzbestände ausbilden können, um als Eiablageplätze und Larvalhabitate infrage zu kommen (vgl. LEOPOLD 2006). Die durch die Stürme *Wiebke* (1990) und *Lothar* (1999) entstandenen Flächen sind in vielen Fällen strukturell deutlich von den besiedelten Offenflächen in den Wäldern verschieden und werden wahrscheinlich aus diesem Grund nur auf der Schwäbischen Alb im klimatischen Optimum und im Metapopulationszentrum besiedelt. Charakteristisch für

Sturmwurfflächen ist häufig das dominante Auftreten von *C. epigejos*, ein Mangel an deckender Kraut- und Streuschicht, Stickstoffreichtum und eine weite Verbreitung von Brombeere und Brennnessel. Dadurch werden die hohen Ansprüche, die *E. aethiops* an das Mikroklima stellt, nicht erfüllt. Mittlerweile sind die Sturmwurfflächen aufgrund von Sukzession aus der Eignung für die Art herausgewachsen und damit auch nicht mehr nutzbar. Hieraus entsteht ein eklatanter Mangel an mikroklimatisch geeigneten Habitaten für *E. aethiops*. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass die letzten Vorkommen der Art im Albvorland und in den Keuperwaldbergen auf militärisch genutzten Sonderstandorten und am südlichen Oberrhein in gepflegten Mittelwäldern existieren. Ähnliche Beobachtungen liegen auch aus tieferen Lagen der Schweiz vor (HERRMANN 2009). Eine Ausnahme bildet das privat bewirtschaftete, extrem struktur- und gräserreiche Waldgebiet im Unteren Illertal. In den Mittelwäldern des südlichen Oberrheins ist *E. aethiops* auf wenige mesophile Standorte beschränkt und meidet die offenen und xerothermen jüngeren Sukzessionsstadien, weshalb die Art dort trotz großflächiger lichter Waldgebiete als selten bezeichnet werden muss. Es ist hier von einer klimabedingten Beeinflussung der aktuellen Verbreitung der Art auszugehen. Gegenteiliges zeigt sich im südöstlichen Oberschwaben. Hier tritt *E. aethiops* an eher suboptimalen Standorten im Westallgäuer Hügelland und auf der Adelegg auf. Augenfällig sind ein hoher Beschattungsgrad und ein Mangel an hohen Deckungsgraden von Kraut-, Moos- und Streuschichten. Dass *E. aethiops* hier trotzdem noch verbreitet ist, kann nur durch die kontinental geprägten und kühl-feuchten Klimabedingungen erklärt werden, die es der Art erlauben, ein weiteres Spektrum an (Mikro-)Habitaten zu nutzen. Ähnlich wie *E. medusa* ist auch *E. aethiops* in den höheren Lagen der Alpen als euryöke Art bekannt (GONSETH 1987, SONDEREGGER 2005). Auch im wärmeren und mehr atlantisch geprägten Nordengland gilt die Art als Habitatspezialist, während sie im kühleren Schottland als Generalist in Erscheinung tritt (KIRKLAND 2012). Die aktuell durch die Stürme hervorgerufene lichte Waldstruktur kann in etwa mit der Lichtheit während Zeiten der Kahlschlagnutzung verglichen werden. Es darf jedoch keinesfalls vergessen werden, dass in der Zeit vor größeren Sturmereignissen und nach Aufgabe und Verbot der Kahlschlagnutzung (etwa in den 1980er- und 1990er-Jahren) jahrelang kaum mehr lichte Waldhabitate vorhanden waren. Es herrschte also ein extremer Habitatmangel, der möglicherweise schon damals weitgehend unabhängig von der Klimaerwärmung dazu geführt hat, dass Populationen ausstarben oder zumindest isoliert wurden. In wenigen Jahren wird diese Situation aufgrund der fortschreitenden Sukzession auf Sturmwurfflächen und der Fortführung der Hochwaldnutzung wieder eintreten.

5.2.6.2 Übergangsbereiche zum Offenland

Neben den Waldhabitaten besiedelt(e) *E. aethiops* in zahlreichen Regionen (Tauberland, Kocher-Jagst-Region, Obere Gäue, Schwäbische Alb, Oberrheinebene) gut besonnte Waldränder bis hin zu xerothermen, saumreichen Halbtrockenrasen. Möglicherweise handelt es sich bei der Besiedelung derartiger Offenlandhabitats um eine Kompensationsreaktion auf den Verlust lichter Waldstrukturen (SLAMOVA et al. 2013). Dies ist bereits für die Lichtwaldarten Frühlings-Würfelfalter (*Hamearis lucina*) und den Tintenfleck-Weißling (*Leptidea sinapis*) belegt (FARTMANN 2006a, CLARKE et al. 2011). Diese Habitattypen sind im Wandel der Zeit weniger durch Lebensraum- als durch klimatische Veränderungen geprägt. Zwar sind saumreiche Halbtrockenrasen mit Übergängen zu lichten Kiefernwäldern ebenfalls aufgrund von

Nutzungsaufgabe (meist Schafbeweidung) und Sukzession rückläufig, jedoch werden mittlerweile die noch vorhandenen Reste dieser Lebensraumtypen meist über Naturschutzmaßnahmen erhalten. Das bringt jedoch das schon für *E. medusa* erwähnte Problem mit sich, dass durch regelmäßige Beweidung oder Mahd gerade die mikroklimatisch günstigen, brachliegenden Säume zurückgedrängt werden. Dies wurde beispielsweise auch in Schottland beobachtet, wo sich *E. aethiops* in den höheren Lagen aufgrund des Rückgangs der Schafbeweidung und dem zunehmenden Brachecharakter der Habitate ausgebreitet hat (WADDELL et al. 2005). Im Kanton Thurgau konnte ebenfalls beobachtet werden, dass regelmäßige Schafbeweidung oder Mahd einerseits durch Zurückdrängen von Sukzessionsgehölz das nutzbare Habitatspektrum erweitert, andererseits diese Bereiche durch die Nutzung nicht als Larvalhabitate dienen können (HERRMANN 2009). Für den Mattscheckigen Braun-Dickkopffalter (*Thymelicus acteon*) ist aus Großbritannien bekannt, dass die Art durch die Wiederaufnahme der Schafbeweidung innerhalb von Kalkmagerrasen und das dadurch bedingte Zurückdrängen von Brachen mit der Wirtspflanze *B. pinnatum* rückläufig ist (BOURN & THOMAS 2002). Sowohl im Tauberland, in der Kocher-Jagst-Region als auch in den Oberen Gäuen und am Albtrauf konnte beobachtet werden, dass *E. aethiops* primär xerotherme, ehemals besiedelte Standorte aufgeben musste und nunmehr auf die letzten, verbliebenen Habitate mit feucht-frischem Mikroklima angewiesen ist. Hierfür gibt es nur eine Erklärungsmöglichkeit: Die Mikrohabitate haben sich aufgrund veränderter klimatischer Bedingungen (größere Trockenheit im Frühsommer, längere Hitzeperioden, Fehlen der Schneedecke im Winter) vom feucht-frischen hin zu einem eher xerothermen Milieu entwickelt. Zu dieser Entwicklung würde zusätzlich die bereits erwähnte regelmäßige Nutzung innerhalb von Naturschutzflächen beitragen. Prinzipiell stellt sich die Situation also sehr ähnlich wie bereits für *E. medusa* beschrieben dar. Die dort diskutierten erhöhten Mortalitätsraten während der Überwinterung und ihre Ursachen sollten auch auf *E. aethiops* übertragbar sein.

Die durchgeführten Analysen können aufgrund der Überlagerung von Lebensraumverlusten gerade innerhalb der Wälder die beobachtbaren klimatisch bedingten Rückgänge nur bedingt darstellen. Über ganz Baden-Württemberg gesehen, spiegeln diese Analysen auch die tatsächliche Gefährdungssituation für *E. aethiops* sehr gut wider, regional bestehen jedoch in Form der Klimaerwärmung zusätzliche Gefährdungspotentiale. Deshalb soll analog zu *E. medusa* wiederum eine detaillierte Analysen der einzelnen Bezugsräume erfolgen.

5.2.6.3 Rückgangsursachen in der Oberrheinebene

Abgesehen von einem Einzelnachweis vom Beginn des 20. Jahrhunderts war *E. aethiops* schon historisch aus dem bereits zu Beginn der Diskussion erwähnten Lebensraumangel ausschließlich am südlichen Oberrhein verbreitet. Hier trat die Art an xerothermen Säumen und in lichten Wäldern des Kaiserstuhls sowie in Mittelwäldern in der Freiburger Bucht und in der Markgräfler Rheinebene auf. Am Kaiserstuhl und in der Freiburger Bucht ist *E. aethiops* bereits in den 1980er-Jahren erloschen, in der Markgräfler Rheinebene ist sie aktuell noch anzutreffen.

Am Kaiserstuhl ist das Aussterben auf eine Kombination von Lebensraum- und Klimaveränderungen zurückzuführen. Einerseits sind zahlreiche ehemals lichte Waldbereiche mittlerweile zugewachsen und zu sehr beschattet, andererseits existieren aktuell noch breite, jedoch meist xerotherme Säume mit strukturell gut geeigneten Eigenschaften für *E. aethiops*. Mikroklimatisch fallen diese Saumstrukturen

aufgrund ihres xerothermen Charakters aus der Eignung für die Art heraus, womit das Aussterben am Kaiserstuhl begründet werden kann.

In der Freiburger Bucht wird der Effekt der Klimaerwärmung stark von Lebensraumveränderungen überlagert. Die ehemaligen Mittelwälder (Freiburger Mooswald) wurden während der letzten 90 Jahre hochwaldartig genutzt, was eine dunklere Bestandsstruktur zur Folge hatte (COCH & BAUERFEIND 2002). Hierin liegt mit Sicherheit die primäre Ursache für das Aussterben von *E. aethiops* begründet.

Wesentlich ausgedehnter und bis zur heutigen Zeit als Mittelwälder genutzt sind die Naturschutzflächen in der Markgräfler Rheinebene, der sogenannten Trockenaue. Dennoch weist *E. aethiops* hier eine deutlich eingeschränkte, auf wenige Lokalitäten begrenzte Verbreitung auf. Würde ein derartiger Lebensraum in einem klimatisch geeigneteren Großraum existieren, müsste mit einem sehr stetigen Auftreten der Art gerechnet werden. Dies wird in der Markgräfler Rheinebene dadurch verhindert, dass ausschließlich die wenigen Standorte, die zum einen ein feucht-frisches Mikroklima aufweisen und zum anderen ausreichend Sonneneinstrahlung zulassen, besiedelt werden können. Dagegen können die zahlreich vorhandenen, trocken-warmen potentiellen Larvalhabitate anscheinend nicht erfolgreich genutzt werden. Dieser Effekt ist eindeutig auf das dort herrschende warme, wenn auch leicht subkontinentale Großklima der südlichen Oberrheinebene zurückzuführen (vgl. LUBW 2006). Auch in den strukturell ähnlichen Mittelwäldern des benachbarten Elsass ist *E. aethiops* sehr selten oder regional bereits ausgestorben (TREIBER 2003).

Prognose: Strukturell stellen die Mittelwälder der südlichen Oberrheinebene ideale Habitate für *E. aethiops* dar. Die beobachteten Rückgänge weisen auf eine klimatisch bedingte Arealregression hin, die sich wahrscheinlich auch durch Erhaltung und/oder Neuschaffung geeigneter Lebensräume nicht aufhalten lassen wird. Es wird deshalb davon ausgegangen, dass die Art innerhalb der nächsten 10-20 Jahre komplett aus der Oberrheinebene verschwinden wird.

5.2.6.4 Rückgangsursachen im Kraichgau und Neckarbecken

Die Verbreitung von *E. aethiops* beschränkte sich in diesem Bezugsraum vornehmlich auf den eigentlichen Kraichgau. Die letzten Populationen sind bis Mitte der 1970er-Jahre nachgewiesen. Die kontrollierten ehemaligen Habitate waren in vielen Fällen nicht mehr als solche zu erkennen, da es sich häufig um mittlerweile zugewachsene oder aufgeforstete Kahlschlagsflächen innerhalb der Wälder handelte. Genauso weisen auch ehemals lichte Taleinschnitte und Halbtrockenrasen-Hänge heutzutage keine Eignung mehr für *E. aethiops* auf. Das Aussterben der Art in diesem Bezugsraum kann in fast allen Fällen direkt auf Habitatveränderungen zurückgeführt werden. Es ist allerdings wahrscheinlich, dass klimatische Veränderungen gerade an den xerothermen Standorten ebenfalls eine Rolle gespielt haben. Dies ist etwa für den Michaelsberg bei Untergrombach und für den Römerberg bei Dietlingen anzunehmen.

Prognose: *E. aethiops* ist seit mittlerweile mehr als drei Jahrzehnten aus dem Bezugsraum Kraichgau und Neckarbecken verschwunden. Aufgrund des aktuell geringen Lebensraumangebots und der ungünstigen klimatischen Bedingungen ist ein erneutes Auftreten der Art sehr unwahrscheinlich, auch deshalb schon, weil die nächsten Populationen weit entfernt sind.

5.2.6.5 Rückgangsursachen im Tauber- und Bauland

Aus dem Bauland ist *E. aethiops* seit Ende der 1980er-Jahre nicht mehr nachgewiesen worden. Die letzten bekannt gewordenen Populationen können außerdem als Ausläufer der Metapopulationen des Tauberlandes angesehen werden. Im Tauberland selbst ist die Art aktuell noch vereinzelt in versaumten Halbtrockenrasen, lichten Kiefernwäldern und Waldsäumen anzutreffen. Allen aktuell besiedelten Habitaten ist ein feucht-frisches Mikroklima eigen, das vielen ehemaligen Standorten fehlt. Trotzdem sind die Vorkommen in diesem an geeigneten Lebensräumen reichen, jedoch recht warmen Naturraum meist individuenarm und wahrscheinlich mittlerweile isoliert. Die Seltenheit von *E. aethiops* im Tauberland kann nicht auf einen Mangel an (Makro-)Habitaten zurückgeführt werden, sondern ist eine Folge des weitgehenden Fehlens an Larvalhabitaten mit feucht-frischem Mikroklima. Dies ist klimatisch bedingt, deshalb hat der Rückgang von *E. aethiops* in diesem Bezugsraum klimatische Ursachen.

Prognose: Die momentan noch bekannten Vorkommen von *E. aethiops* im Tauberland sind bereits individuenarm und zerstreut. Trotz zahlreicher geeigneter Habitate ist die Art nicht in der Lage ihr Areal zu erweitern, sondern ist - im Gegenteil - beständig rückläufig. Deshalb wird prognostiziert, dass *E. aethiops* innerhalb der nächsten 20-30 Jahre komplett aus dem Tauberland verschwinden wird. Damit würde in dieser Region der Fall eintreten, dass eine Art ausstirbt, obwohl großflächig geeigneter Lebensraum vorhanden ist.

5.2.6.6 Rückgangsursachen in der Kocher-Jagst-Region

Ähnlich wie im Tauberland war *E. aethiops* in der Kocher-Jagst-Region entlang xerothermer Säume und auf versaumten Halbtrockenrasen bis etwa zur Jahrtausendwende verbreitet. Doch im Gegensatz zu diesem Bezugsraum war die Verbreitung in der Kocher-Jagst-Region schon historisch weitaus beschränkter sowie Größe und Ausstattung der Habitate limitierter. Die untersuchten ehemaligen Lebensräume im Jagsttal weisen aktuell noch die charakteristischen Parameter gut geeigneter *aethiops*-Habitate auf. Es handelt sich um magere, streureiche Säume mit hohen Deckungsgraden der Wirtspflanze *B. pinnatum*. Auffällig sind der eher xerotherme Charakter dieser Habitate und das damit einhergehende trocken-warme Mikroklima. Wahrscheinlich ist *E. aethiops* aufgrund klimatischer Veränderungen aus der Kocher-Jagst-Region verschwunden.

Prognose: Die letzten Nachweise aus der Kocher-Jagst-Region liegen mittlerweile mehr als ein Jahrzehnt zurück. Trotzdem erscheint es nicht unmöglich, dass Reliktpopulationen an geeigneten Standorten überdauert haben. Die Prognose ist in jedem Fall aufgrund der klimatischen Verhältnisse im Bezugsraum und des geringen Habitatreservoirs äußerst ungünstig. Falls die Vorkommen noch nicht komplett erloschen sind, dürfte dies innerhalb der nächsten zehn Jahre geschehen.

5.2.6.7 Rückgangsursachen in den Keuperwaldbergen

Die schon in historischer Zeit fast gänzlich auf die Schwäbisch-Fränkischen Waldberge beschränkten Vorkommen konzentrieren sich heute auf das ehemalige Militärgelände Altspöck bei Schwäbisch Hall. Nur dort findet die Art großflächig strukturell und mikroklimatisch geeignete Habitate, während in anderen ehemaligen Lebensräumen die Habitatstrukturen nur noch entfernt zu erkennen sind. Gründe hierfür sind Lebensraumveränderungen aufgrund von Sukzession und Eutrophierung entlang der Wald- und

Wegränder. Aus klimatischer Sicht dürfte zumindest der subkontinental geprägte Ostteil der Keuperwaldberge der Eignung für *E. aethiops* entsprechen.

Prognose: Durch die Ausweisung als Bannwald ist im ehemaligen Militärgebiet Altspöck jegliche Nutzung untersagt (RUDMANN & WOLF 2007). Hierdurch wird das aktuell noch recht lichte und strukturreiche Waldgebiet der Sukzession überlassen, was zur Folge haben dürfte, dass *E. aethiops* aufgrund von Verschattung keine geeigneten Habitate mehr finden. Bei ausbleibender Nutzung wird die Art innerhalb der nächsten 20-30 Jahre aus den Keuperwaldbergen verschwinden.

5.2.6.8 Rückgangsursachen im Albvorland

Im Albvorland blieben die Vorkommen von *E. aethiops* fast ausschließlich auf den Naturraum Schönbuch und Glemswald beschränkt. Ähnlich wie in den Keuperwaldbergen siedelt auch hier das letzte Vorkommen auf dem (ehemals militärisch genutzten) Standortübungsplatz bei Böblingen. Die zahlreichen weiteren ehemals bekannten Vorkommen, die hauptsächlich auf lichte Taleinschnitte beschränkt waren, sind heutzutage erloschen. Auch auf dem Böblinger Standortübungsplatz hat ein Rückzug der Art eingesetzt, sodass sich die verbliebene Population auf eine wenige Hektar große Fläche beschränkt. Das Waldgebiet des Schönbuchs erscheint nach den Stürmen *Wiebke* und *Lothar* recht strukturreich und licht; es sollte dabei jedoch nicht vergessen werden, dass dies über mindestens zwei Jahrzehnte vor den Stürmen nicht der Fall war. Die ehemals besiedelten Taleinschnitte weisen auch in heutiger Zeit noch typische Charakteristika besiedelbarer *aethiops*-Habitate auf. Neben einem feucht-frischen Mikroklima erreichen auch die Wirtspflanzen *B. pinnatum* und *M. caerulea* hohe Deckungsgrade. In einigen Habitaten konnte jedoch eindeutig eine durch Hochwaldnutzung begründete Verschattung belegt werden. Insgesamt scheint die starke Arealregression von *E. aethiops* im Albvorland nicht komplett auf Lebensraumverluste zurückzuführen zu sein. Wahrscheinlich hat die pessimale klimatische Entwicklung diesen Vorgang noch beschleunigt.

Prognose: Die letzte bekannte Population von *E. aethiops* im Schönbuch steht aufgrund von Sukzession kurz vor dem Erlöschen. Sollte um das besiedelte Habitat herum nicht innerhalb der nächsten 2-3 Jahre aufgelichtet werden, wird die Art mit Sicherheit innerhalb des nächsten Jahrzehnts verschwinden. Aufgrund der geringen Populationsgröße, des fehlenden Ausbreitungsdrucks des Vorkommens und der fortschreitenden Klimaerwärmung ist selbst bei einem schnell erfolgenden Eingriff wahrscheinlich nur noch ein Herausögern des Aussterbens zu erreichen.

5.2.6.9 Rückgangsursachen in den Obere Gäuen

In den Oberen Gäuen ist *E. aethiops* aktuell im Nord- und Südteil sowie auf der Baar und im Alb-Wutach-Gebiet verbreitet. Weitgehend gemieden wird das im Nordosten gelegene Heckengäu, das klimatisch am stärksten atlantisch geprägt und am wärmsten ist. Die besiedelten Habitate sind fast ausschließlich versaumte Halbtrockenrasen und lichte Kiefernwäldern mit eindeutig xerothermem Charakter. Die Vorkommen im Naturraum Obere Gäue sind mittlerweile weit zerstreut und individuenarm. Besiedelt werden aktuell fast ausschließlich Habitate, die ein feucht-frisches Mikroklima beinhalten, während die mehr xerothermen Lebensräume weitgehend aufgegeben wurden. Im klimatisch weitaus günstigeren Südteil in den Naturräumen Baar und Alb-Wutach-Gebiet ist *E. aethiops* noch deutlich weiter verbreitet

und teilweise sogar an Säumen offener Halbtrockenrasen anzutreffen. Im kühl-feuchten Großklima entwickelt sich dort ein ebenfalls frisch-feuchtes Mikroklima. Die aktuelle Verbreitungssituation von *E. aethiops* ist eindeutig auf klimatische Faktoren zurückzuführen, Lebensraumverluste aufgrund von Sukzession oder regelmäßiger Nutzung (Schäfbeweidung) spielen nur eine untergeordnete Rolle.

Prognose: Die Arealregression von *E. aethiops* im Naturraum Obere Gäue ist fortschreitend. Die letzten, individuenarmen Populationen halten sich an den wenigen klimatisch günstigen Stellen und sind durch Isolation akut vom Aussterben bedroht. Sie dürften bei gleichbleibender Klimaerwärmung innerhalb der nächsten 10-20 Jahre erloschen sein. Weitaus günstiger ist die Prognose für die Naturräume Baar und Alb-Wutach-Gebiet: Hier dürfte sich die Art auch während der folgenden Jahrzehnte aufgrund der klimatisch günstigen Bedingungen halten können.

5.2.6.10 Rückgangsursachen auf der Schwäbischen Alb

Auch für *E. aethiops* ist die Schwäbische Alb, die von der Ostalb über die mittlere Albhochfläche bis hin zur Westalb flächendeckend besiedelt wird, der absolute Verbreitungsschwerpunkt in Baden-Württemberg. Im kühlen Großklima der Albhochfläche finden sich zahlreiche geeignete Habitate in Form von versaumten Halbtrockenrasen, mageren Wald- und Wegsäumen sowie lichten Offenbereichen innerhalb von Wäldern. Sehr häufig sind auf den kalkreichen Böden deckende *B. pinnatum*-Fazies zu finden, die ein feucht-frisches Mikroklima schaffen. Die Intensität der landwirtschaftlichen Nutzung ist regional noch recht gering; dadurch gelingt es der Art über kleinere Trittstein-Biotope flächendeckende Metapopulationen aufzubauen. Auch die Stickstoffbelastung scheint aufgrund der Höhenlage und des geringeren Anteils an Mehrschnittwiesen sowohl im Offenland als auch innerhalb der Wälder geringer zu sein. Hierdurch ist gerade *B. pinnatum* in der Lage als dominante Pflanze der Säume und verbrachten Halbtrockenrasen aufzutreten. Die Waldnutzung unterscheidet sich allerdings nicht von der anderer Regionen. Auch die Wälder der Schwäbischen Alb werden primär als Hochwald genutzt, die Sturmwurfflächen gehen aktuell aufgrund von Sukzession als Lebensraum weitgehend verloren.

Vereinzelte Arealregressionen von *E. aethiops* sind an den Randbereichen (nördlicher und südlicher Albtrauf) zu beobachten. Hier kommt die Art entweder nur noch sehr individuenarm vor oder ist bereits komplett erloschen. Vermehrt vom Erlöschen betroffen sind dabei wiederum die mehr xerothermen Halbtrockenrasen, während Populationen innerhalb lichter Wälder meist noch existieren. Auch auf der Lonetal-Flächenalb und der Hegualb, den beiden am niedrigsten gelegenen und wärmsten Regionen der Schwäbischen Alb, sind die Vorkommen von *E. aethiops* bereits rückläufig.

Prognose: Die Populationen auf der Albhochfläche befinden sich im klimatischen Optimum von *E. aethiops*. Im Zusammenspiel mit einem gut ausgebildeten Netz an geeigneten Lebensräumen wird die Art auch zukünftig in der Lage sein, diese individuenreichen Metapopulationen zu erhalten. Die bereits beobachtbaren Rückgänge am Albtrauf, auf der Ostalb und auf der Hegualb werden sich jedoch weiter fortsetzen, sodass es möglich erscheint, dass die Art dort innerhalb der nächsten 20-30 Jahre verschwunden sein wird.

5.2.6.11 Rückgangsursachen in Oberschwaben

E. aethiops war ehemals in fast allen oberschwäbischen Naturräumen weit verbreitet, ist jedoch in heutiger Zeit auf das Untere Illertal, das Westallgäuer Hügelland und die Adelegg beschränkt. Damit hat die Art in Oberschwaben bereits den weitaus größten Teil ihres ehemaligen Areals aufgeben müssen. In den warmen Regionen des Bodenseebeckens und des Hegaus starb die Art in den 1990er-Jahren aus. Aus dem Oberschwäbischen Hügelland (Altdorfer Wald) ist sie immerhin bis 2007 nachgewiesen. Aktuelle Nachweise existieren außerdem vom südlichen Albtrauf in der Grenzregion der Schwäbischen Alb bis zu den Donau-Ablach-Platten. Unter den zahlreichen ehemaligen Fundorten sind einige Riede und Moore, die in keinem Fall aktuelle Vorkommen aufweisen. Da Moorstandorte meist ein eigenes kühl-feuchtes Klima aufweisen (vgl. MEINEKE 1982) und die Sukzession auf derartigen Standorten sehr langsam abläuft, wären eigentlich in diesen Habitaten aktuelle Vorkommen von *E. aethiops* zu erwarten gewesen. Offen bleiben muss in diesem Zusammenhang auch, ob Vertreter der Art in der Lage sind, die häufig wechselfeuchten Pfeifengrasflächen und Moorkiefernwälder als Larvalhabitate zu nutzen. Eine Population auf derartigen Standorten ist zumindest aus dem bayerischen Alpenvorland bekannt (G. HERMANN, schriftl.). Außerhalb der Moorstandorte überwiegen Lebensraumveränderungen die klimatisch bedingten Rückgangsursachen. So ging aufgrund der Hochwaldnutzung die ehemals lichte Bestandsstruktur zahlreicher Wälder verloren. Dies hat sicherlich im Altdorfer Wald, aber auch in den bodenseenahen Waldgebieten dazu beigetragen, dass die Art dort mittlerweile verschwunden ist. Klimatische Ursachen spielen bei den beobachteten Rückgängen im Hegau (z.B. NSG Hohenhewen) oder am Bodensee (z.B. Bettenberg bei Konstanz-Wollmatingen) mit Sicherheit auch eine Rolle. Die aktuellen Vorkommen im Westallgäuer Hügelland und auf der Adelegg finden sich an Standorten, die sich grundsätzlich von anderen *E. aethiops*-Vorkommen unterscheiden. Eine isolierende Streuschicht ist kaum vorhanden, die potentiellen Besonnungsdauern liegen weit unter denjenigen anderer Vorkommen und als Wirtspflanze ist eigentlich nur *B.m sylvaticum* denkbar. Trotzdem darf ohne beobachtete Eiablage oder Larvalnachweis nicht automatisch auf die Nutzung von in Dominanzbeständen verfügbaren Gräserarten geschlossen werden. Dies macht etwa das Beispiel des Stromtal-Wiesenvögelchens (*Coenonympha oedippus*) in Bayern deutlich, dessen Larvalhabitate in großflächigen *Molinia*-Fazies liegen, jedoch innerhalb dieser die deutlich unauffälligeren Seggen der Art *Carex panicea* genutzt werden (BRÄU et al. 2010). Dass *E. aethiops* dennoch im südöstlichen Oberschwaben anzutreffen ist, lässt sich möglicherweise mit einem sehr günstigen, da kühlen und kontinental geprägten Großklima erklären, das es der Art ermöglicht auch suboptimal erscheinende Standorte zu besiedeln. Ähnlich geringe Deckungsgrade der Streuschicht liegen im letzten besiedelten Habitat des schweizerischen Kantons Thurgau vor. Es wird vermutet, dass aufgrund des Bodengrunds (kein Kalkboden) die Bodenfeuchtigkeitsverhältnisse für *E. aethiops* günstiger sind und deshalb keine deckende Streuschicht als Puffer benötigt wird (HERRMANN 2009). Dies könnte die Populationen an den feuchten Standorten des Westallgäuer Hügellandes und der Adelegg erklären. Die Vorkommen im Unteren Illertal sind dagegen auf eine ideale Zusammensetzung lichter Waldstrukturen und magerer Säume oder Brennen zurückzuführen. Zusammenfassend muss die Situation in Oberschwaben je nach Naturraum differenziert betrachtet werden. Sowohl Klimaveränderungen als auch Lebensraumverluste spielen eine Rolle für den starken Rückgang von *E. aethiops*. Insgesamt bleiben jedoch gerade für die Moorstandorte einige

ungeklärte Fragen offen.

Prognose: Eine sichere Voraussage für die verbliebenen oberschwäbischen Vorkommen zu stellen, fällt aufgrund der aktuell besiedelten Habitate sehr schwer. Ausgehend von der Habitatsituation müsste ein baldiges Aussterben der Populationen im Westallgäuer Hügelland und auf der Adelegg prognostiziert werden. Aufgrund der günstigen klimatischen Bedingungen erweitert sich jedoch die ökologische Valenz der Art, was dazu führt, dass ungünstige Habitatbedingungen zumindest teilweise ausgeglichen werden können.

Klimatisch liegen die Populationen im Unteren Illertal in einem wärmeren, jedoch ebenfalls kontinental geprägten Naturraum. Dies wird ergänzt durch aktuell noch sehr gute Lebensraumbedingungen.

Wahrscheinlich wird *E. aethiops* in der Lage sein, die verbliebenen oberschwäbischen Populationen zumindest über die nächsten 20-30 Jahre zu erhalten, sollten keine gravierend negativen Habitatveränderungen auftreten.

Bei gleichbleibender Klimaerwärmung und fortschreitender Verschlechterung der Lebensraumsituation dürfte sich das Verbreitungsareal von *E. aethiops* in Baden-Württemberg verkleinern. Diese Arealregression wäre als eine Kombination aus Klima- und Habitatveränderungen zu sehen. Die folgende Abbildung (Abb. 5.2) zeigt die aktuelle Verbreitung und den prognostizierten Rückgang innerhalb von 10 und von 50 Jahren.

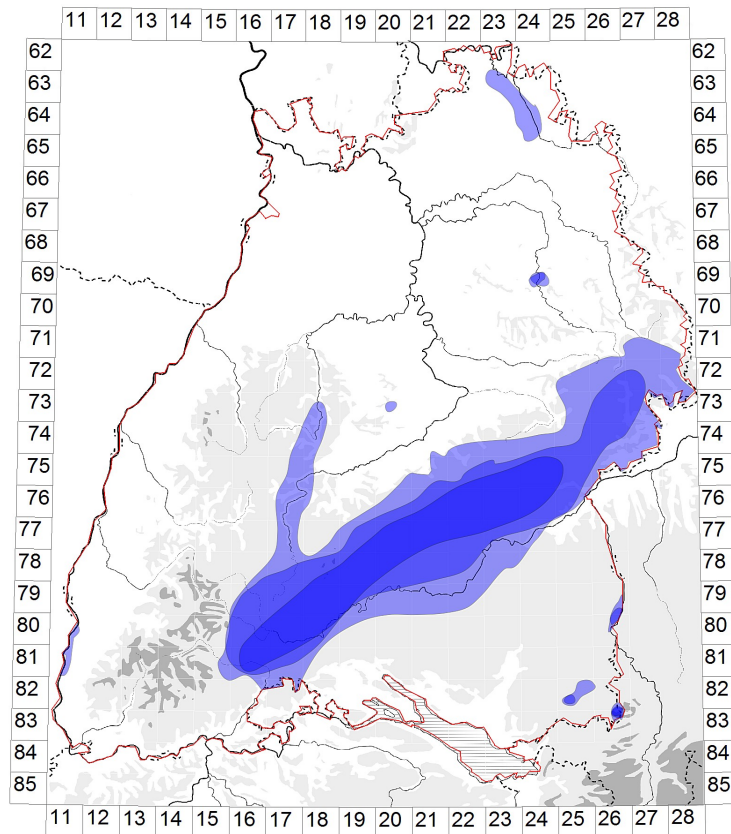


Abb. 5.2: Aktuelle und prognostizierte Verbreitung für die Zeitspanne von 10 und 50 Jahren von *E. aethiops* in Baden-Württemberg.

hellblauer Bereich: Aktuelle Verbreitung von *E. aethiops*

intermediärer Bereich: Prognostizierte Verbreitung in 10 Jahren

dunkelblauer Bereich: Prognostizierte Verbreitung in 50 Jahren

5.2.6.12 Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von *E. aethiops* in Baden-Württemberg

Wie schon für *E. medusa* geschrieben, widerspricht das Brachfallenlassen von Offenlandstandorten den Naturschutzziele für zahlreiche gefährdete Arten; deshalb sollten sich die Schutzbemühungen für *E. aethiops* auf die Schaffung lichter Wälder konzentrieren. Dieses Vorgehen wird auch für Populationen in Tschechien und für eine Art mit ähnlichen Ansprüchen, den Frühlings-Würfelfalter (*Hamearis lucina*), vorgeschlagen (TURNER et al. 2009, SLAMOVA et al. 2013).

E. aethiops ist auf lichte Waldstrukturen und abwechslungsreich gestaltete Wald- und Wegrandsäume angewiesen (LEOPOLD 2006, HERRMANN 2009, SLAMOVA et al. 2013). Diese Lebensräume bieten ein hoch aufgelöstes Mosaik unterschiedlicher Strukturelemente und Mikrohabitate, auf das zahlreiche Lichtwaldarten angewiesen sind (WARREN & KEY 1991, BENES et al. 2006, FARTMANN et al. 2013). In Zeiten des sogenannten naturnahen Waldbaus und der Hochwaldnutzung verschwinden derartige Habitatstrukturen mehr und mehr aus unserem Landschaftsbild (SPITZER et al. 2008, WARREN & BOURN 2011). Denn dieses Waldbausystem zeichnet sich durch die Zieldurchmesser orientierte Einzelbaumentnahme aus und richtet sich nach den Prinzipien des Dauerwaldes. Durch diese Bewirtschaftungsform erhöht sich

zwar die Strukturdiversität auf Bestandesebene (z.B. Schichtgefüge), aber die auf größere Waldflächen bezogene Texturheterogenität (z.B. das Nebeneinander verschiedener Sukzessionsstadien) geht verloren (GÄRTNER 2004). Es kommt zu einer Homogenisierung der Wälder. Dieser Effekt wird außerdem durch die gesetzlich verankerte Genehmigungspflicht größerer Kahlschläge (> 1 ha, § 15 (3) LWaldG) und die mittlerweile fast komplette Aufgabe traditioneller Waldbewirtschaftungsformen (Nieder- und Mittelwaldnutzung, Waldweide) verstärkt. Das aktuell noch von den Stürmen Wiebke (1990) und Lothar (1999) struktureich geprägte Waldbild wird in wenigen Jahren wieder vereinheitlicht sein. Der habitatschaffende Effekt der Stürme findet damit nach 10-15 Jahren ein Ende. Die Wälder werden dann in der Mehrzahl in ihrer Struktur- und Artenarmut mit intensiv genutzten Grünlandflächen des Offenlandes vergleichbar sein. Diese tragen durch ihre extreme Flächenauslastung außerdem dazu bei, dass Saumstrukturen und Wald-Offenland-Ökotone weitgehend verschwinden und Waldränder strukturarm und linienförmig werden. Zusätzlich führen sowohl die Überdüngung des Offenlandes als auch atmosphärische Stickstoffdepositionen innerhalb der Wälder dazu, dass Nitrophyten die ehemals mageren Wald- und Wegrandsäume überwachsen und typische Waldgräser wie *B. pinnatum* oder *M. caerulea* kaum eine Chance im Konkurrenzkampf gegen die Nitrophyten haben (vgl. DUPRE et al. 2010, STEVENS et al. 2010). Intensive Nutzung von Waldwiesen, die Aufforstung von Offenflächen innerhalb der Wälder oder deren Nutzung als Wildkirschungsflächen vernichten weitere wichtige Habitate für *E. aethiops*. Übermäßige Jagd führt zu einer Verkleinerung der Wildbestände und damit auch zu vermindertem Verbiss an Schösslingen. Die dadurch weitgehend ungehinderte Sukzession läuft aufgrund der hohen Stickstoffeinträge noch schneller ab, sodass Offenflächen innerhalb weniger Jahre zuwachsen. Gerade Offenflächen innerhalb von Wäldern verfügen über ein kühles, subkontinental geprägtes Bestandsklima, das für *E. aethiops* vor allem in wärmeren und atlantisch geprägten Regionen eine wichtige Rolle spielen könnte (ELLENBERG et al. 1992). Über die Sicherung derartiger Waldpopulationen wäre der Erhalt der Art in warmen Regionen (Oberrheinebene, Tauberland, Keuperwaldberge, Albvorland) wahrscheinlich deutlich effektiver als über die Förderung der Vorkommen in Übergangsbereichen zum Offenland.

Neben *E. aethiops* und *E. ligea* sind zahlreiche weitere Tier- und Pflanzenarten durch die aktuelle Hochwaldnutzung in höchstem Maße gefährdet (WARREN & BOURN 2011). Unter den Pflanzen können der Diptam (*Dictamnus albus*) und die Elsbeere (*Sorbus torminalis*) als Beispiele für rückläufige, da auf lichte Waldstrukturen angewiesene Arten dienen. Unter den Vögeln gilt beispielsweise das Haselhuhn (*Bonasa bonasia*) als in Baden-Württemberg ausgestorben und das Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) als vom Aussterben bedroht (KLAUS 2008, FÖRSCHLER et al. 2012). In beiden Fällen werden die starken Rückgänge auf aktuelle Formen der Waldnutzung und den Verlust lichter, kräuter- und beerenreicher Wälder zurückgeführt. Die Kreuzotter (*Vipera berus*) ist ebenfalls durch den Verlust lichter Offenbereiche in und entlang von Wäldern in Baden-Württemberg stark gefährdet (FRITZ et al. 2007, FÖRSCHLER et al. 2012). Gerade unter den Tagfaltern ist die Artenvielfalt innerhalb lichter Wälder und die Abhängigkeit von diesen Strukturen besonders groß (BERGMANN 2001, BENES et al. 2006, KONVICKA et al. 2008). Arten wie der Braunfleckige Perlmutterfalter (*Boloria selene*), der Silberfleck-Perlmutterfalter (*Boloria euphrosyne*), der Wachtelweizen-Schneckenfalter (*Melitaea athalia*) oder der Feurige Perlmutterfalter (*Argynnis adippe*) sind auf Offenstellen innerhalb der Wälder angewiesen, da nur dort die lichthungrigen Wirtspflanzen

gedeihen können (WARREN & THOMAS 1992). Aufgrund der durch die Sturmereignisse entstandenen Windwurfflächen war es diesen Arten zumindest während des letzten Jahrzehnts möglich ihre Metapopulationen aufrecht zu erhalten. Ihre Zukunft ist jedoch von derartigen Ereignissen abhängig und deshalb mehr als unsicher. Weitaus bedrohter sind höchst anspruchsvolle Arten lichter Wälder, die Waldstrukturen mit entsprechendem Unterwuchs und Mikroklima (z. B. Nieder- und Mittelwälder, Hudewälder) benötigen. So besiedelt der in Baden-Württemberg vom Aussterben bedrohte Eschen-Scheckenfalter (*Euphydryas maturna*) luftfeuchte und warme Eschen-Bestände mit angrenzenden extensiv genutzten Wiesen häufig innerhalb von Mittelwäldern (EBERT & RENNWALD 1991a, FREESE et al. 2006). Der ebenfalls vom Aussterben bedrohte Gelbringfalter (*Lopinga achine*) kommt ausschließlich in lichten Waldbeständen vor, die meist nieder- oder mittelwaldartig bewirtschaftet werden (EBERT & RENNWALD 1991b, BERGMANN 2001, HOFMAN 2005, KONVICKA et al. 2008). Das Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*) tritt außerhalb Oberschwabens nur auf großflächigen und strukturell geeigneten Offenflächen innerhalb der Wälder auf und ist mittlerweile deutschlandweit vom Aussterben bedroht (THUST et al. 2001, MEIER 2005). Der Schwarze Apollo (*Parnassius mnemosyne*) benötigt lichte Wälder und deren Saumbereiche für das Wachstum der Wirtspflanze Hohler Lerchensporn (*Corydalis cava*) und angrenzende, extensiv genutzte Wiesen zur Nektaraufnahme (TRUSCH & HAFNER 2005).

Die Aufzählung auf lichte Waldstrukturen angewiesener und gleichzeitig höchst gefährdeter Arten ließe sich weiter fortsetzen und unterstreicht die Notwendigkeit des Erhalts und der Neuschaffung derartiger Lebensräume. Durch das Kahlschlags-Verbot, das über Jahrzehnte genauso von Naturschutzverbänden (NABU, BUND) gefordert wurde wie der aktuell praktizierte „naturnahe Waldbau“ wird die Entstehung von lichten Wäldern bereits gesetzlich verhindert (vgl. HEINRICH 1994). Es soll hierbei nicht verschwiegen werden, dass der Verzicht auf Kahlschläge gleichwohl auch positive Aspekte wie die Hochwaldnutzung mit sich bringt. Durch den Verzicht auf Kahlschläge werden die in der Vergangenheit sich häufiger in (Nadelholz-)Monokulturen entwickelnden Borkenkäfer-Kalamitäten und Nährstoff-Auswaschungen aus den windexponierten Böden verhindert (SCHWEIZERISCHER FORSTVEREIN 2004). Hierbei darf nicht außer Acht gelassen werden, dass Borkenkäfer-Kalamitäten aus naturschutzfachlicher Sicht durchaus positive Effekte auf die natürliche Vielfalt haben, da durch sie Dynamik und Struktureichtum entstehen (MÜLLER et al. 2010). Außerdem wird ein naturnahes, standortgetreues Mischverhältnis der Baumarten geschaffen, das auf Kahlschlagsflächen durch die Anpflanzung von nur einer häufig standortfremden Baumart nicht erreicht wird (SCHWEIZERISCHER FORSTVEREIN 2004). Die Hochwaldnutzung vereint Wirtschaftlichkeit des Waldbaus mit der Erfüllung der Ansprüche von Naturfreunden und Erholungssuchenden an das Bild des Waldes (HEINRICH 1994). Auch werden einzelne Arten (z.B. Schwarzspecht) durch diese Form des Waldbaus gefördert.

Argumentationsgrundlage für den „naturnahen Waldbau“ und die Hochwaldnutzung ist häufig die Annahme, dass Mitteleuropa ursprünglich komplett bewaldet war und es damit das höchste Ziel des Naturschutzes sein müsse, diesen urwaldähnlichen Zustand durch den kompletten Verzicht auf Eingriffe (regional) wieder herzustellen (vgl. FRASER & MITCHELL 2005). Dabei wird jedoch ignoriert, dass in Zeiten vor der Besiedlung durch den Menschen (junges Holozän, ca. 10000 Jahre BC) die mitteleuropäische Landschaft durch Großsäuger (Megaherbivoren), Brände, Stürme und Überschwemmungen der noch nicht in Bahnen gelenkten Flüsse bereits äußerst struktureich war (GEISER 1992, BUNZEL-DRÜKE et al. 1994,

2001). Ein derartiger Effekt lässt sich auch heutzutage in den Savannen Afrikas oder in großen, vom Menschen komplett ungenutzten Schutzgebieten in Südeuropa nachvollziehen (GEISER 1992, BUNZEL-DRÜKE et al. 1994, 2001). Würde man annehmen, dass Mitteleuropa vor der Besiedelung durch den Menschen komplett mit Wald bedeckt war, müsste man gleichzeitig die Einwanderung aller Offenland-Arten etwa aus den osteuropäischen Steppengebieten annehmen (KONOLD 1996, POTT 1997). Dies ist gerade für immobile Arten (z.B. Laufkäfer) weitaus unwahrscheinlicher als ihr dauerhaftes Vorkommen in Mitteleuropa auf Grundlage der Megaherbivoren-Theorie. Hauptargumente gegen diese Theorie waren jahrelang Pollenanalysen, die scheinbar belegten, dass Gräserpollen in Europa vor der Besiedelung durch den Menschen nicht nachweisbar waren, sondern ausschließlich Pollen von Baumarten. Hieraus wurde geschlossen, dass die Landschaft früher komplett bewaldet gewesen sein musste (LITT 2000, BIRKS 2005). Dieses Argument konnte jedoch dadurch entkräftet werden, dass Pollenablagerungen aus beweideten halboffenen Landschaften durch den starken Befraß ebenfalls kaum Graspollen enthalten und somit die Pollenanalysen nur schwer von geschlossenen Wäldern unterscheidbar sind. Außerdem gelten die starke Präsenz der Hasel in den Pollenanalysen sowie das Vorkommen der Eiche als Belege für ehemals halboffene Landschaften (VERA 2000).

Selbst in aus der Nutzung genommenen Bannwäldern wird nach einigen Jahrzehnten ersichtlich, dass in ihnen - ohne Einwirkung von Megaherbivoren - durch Zufallsereignisse wie Stürme, Schneebruch, Blitzschlag, Insektenfraß oder Trockenheit immer wieder kleinflächig offene Habitate entstehen (SCHERZINGER 2006, FÖRSCHLER et al. 2012).

Möchte man also naturnahe und ursprüngliche Zustände innerhalb der Wälder kreieren, so müssten extrem strukturreiche und lichte Bereiche und parkartige Landschaften geschaffen werden, die dann in der Tat an Mittel- und Hudewälder erinnern. In der Realität ist ein derartiges Vorgehen aufgrund der großen wirtschaftlichen Bedeutung des Waldbaus leider nicht durchsetzbar (COCH & BAUERFEIND 2002). Trotzdem steht, gerade in Deutschland, genug Waldfläche zu Verfügung, um neben der konventionellen Hochwaldnutzung Bereiche für andere Nutzungsformen bereit zu stellen, die nicht in erster Linie profitorientiert sind. Hierdurch könnte der Strukturreichtum innerhalb der Wälder und mit ihm die Artenvielfalt extrem gefördert werden. Regional wurde die Wichtigkeit des Erhalts traditioneller Waldbewirtschaftungsformen und des Strukturreichtums innerhalb der Wälder bereits von Seiten des Forstes erkannt (BRITTLINGMAIER 2003). Im Opfinger Mooswald bei Freiburg i.B. wird beispielsweise die Mittelwaldnutzung seit einigen Jahren wieder betrieben (COCH & BAUERFEIND 2002). Naturschutzgebiete sollten sich nicht auf Lebensräume des Offenlandes konzentrieren und beschränken, sondern geeignete Waldgebiete einbeziehen. Denkbar wären, neben den bereits ausgewiesenen Bannwäldern, nieder- und mittelwaldartig bewirtschaftete Wälder, Hudewälder, Streunutzung innerhalb lichter Wälder sowie kleinere und größere Kahlschlagsflächen mit Monokulturen, die beispielsweise alternativer Energiegewinnung (Hackschnitzel, Pellets) dienen könnten (vgl. SUCHOMEL & KONOLD 2008). So ist *E. aethiops* beispielsweise in Schottland in Koniferen-Plantagen mit breiten Säumen häufig (KIRKLAND 2012). Für ein Vorkommen in Tschechien wird eine leichte Beweidung und abschnittsweises Mähen innerhalb eines von lichten Waldstrukturen geprägten Naturschutzgebietes als geeignete Maßnahme zur Erhaltung von *E. aethiops* vorgeschlagen (SLAMOVA et al. 2013). Die Schaffung von Nieder- und Mittelwäldern, eine leichte Beweidung in Hudewäldern und der Erhalt der lichten Kiefernwälder, die strukturell den

traditionellen Nutzungsformen ähnlich sind, werden auch für die Förderung von *E. aethiops* in der Nordeifel vorgeschlagen (LEOPOLD 2006). Ein derartiges Vorgehen wäre mit Sicherheit auch für Vorkommen innerhalb von Naturschutzgebieten in Baden-Württemberg denkbar. Äußerst wichtig wäre außerdem die Erhaltung und Neuentwicklung ausgeprägter Säume in Form von 10-20 m breiten Wald-Offenland-Ökotonen. Diese Bereiche verfügen zum einen aufgrund ihres Saumcharakters über ein spezielles Mikroklima und dienen zum anderen als Verknüpfung und Leitelemente zwischen Habitaten. Derartige Strukturen können nur erhalten und gefördert werden, wenn sowohl Land- als auch Forstwirte an diesen Übergangsbereichen Raum für eine extensivere Nutzung einräumen.

5.2.6.13 Einstufung von *E. aethiops* für die neue Rote Liste

Die folgende Tabelle gibt die auf Grundlage der ausgewerteten Funddaten erfolgte Gefährdungseinschätzung in den jeweiligen Großräumen an (Tab. 5.2).

Die Vorkommen in der Südlichen Oberrheinebene existieren aktuell wahrscheinlich nur noch aufgrund des großflächig zu Verfügung stehenden Lebensraumes mit unterschiedlichen mikroklimatischen Bedingungen und der damit verbundenen Möglichkeit auf negative Klimabedingungen reagieren zu können sowie aufgrund des subkontinentalen Klimas des südlichen Oberrheins, das durch den Regenschatten der Vogesen bedingt ist. Auch auf elsässischer Seite ist *E. aethiops* in den großflächigen Mittelwäldern fast ausgestorben (TREIBER 2003). Die Art muss deshalb in diesem Großraum als „Vom Aussterben bedroht“ eingestuft werden.

Im Schwarzwald ist *E. aethiops* historisch nur aus den Randregionen belegt und heutzutage ebenfalls als nicht vorkommend zu werten.

Im Neckar-Tauberland besitzt *E. aethiops* die besten Populationen im Tauberland und im Südteil der Oberen Gäue. Keinesfalls kann jedoch von individuenreichen Metapopulationen gesprochen werden. In den Keuperwaldbergen, im Albvorland und im Nordteil der Oberen Gäue existieren dagegen nur noch isolierte und meist individuenarme Restvorkommen. Deshalb scheint eine Einstufung der Art in diesem Großraum als „Stark gefährdet“ gerechtfertigt.

Auf der Schwäbischen Alb bildet *E. aethiops* aktuell noch weitläufige Metapopulationen aus, die häufig sehr individuenreich sind. Rückläufige Tendenzen sind nur aus den Randregionen (Hegualb, Lonetal-Flächenalb, Albtrauf) bekannt. Die Einstufung als „Ungefährdet“ kann deshalb in dieser Region aufrecht erhalten werden.

In Oberschwaben muss die Bestandssituation ähnlich prekär wie in der Südlichen Oberrheinebene gesehen werden. Die Vorkommen im Westallgäuer Hügelland und im Unteren Illertal sind als individuenarme Restpopulationen zu werten, diejenigen der Adelegg halten sich wahrscheinlich nur noch aufgrund der guten klimatischen Bedingungen. Neu- und Wiedernachweise (z.B. aus dem Altdorfer Wald) sind aktuell nicht mehr zu erwarten. Deshalb wird auch für diesen Großraum die Einschätzung „Vom Aussterben bedroht“ vorgeschlagen.

Insgesamt kann die Gefährdungseinstufung von *E. aethiops* als „Gefährdet“ nur aufgrund der Metapopulationen der Schwäbischen Alb aufrechterhalten werden. Die Populationsentwicklung sollte sowohl in den Tieflagen als auch auf der Schwäbischen Alb in den nächsten Jahren genau beobachtet werden.

Tab. 5.2: Einstufung von *E. aethiops* in die Rote Liste Baden-Württembergs und der Großräume.

Großraum	OR	SW	NT	SA	OS	BW
Gefährdung	1	-	2	X	1	3

Legende: Region: OR = Oberrheinebene, SW = Schwarzwald, NT = Neckar-Tauberland, SA = Schwäbische Alb, OS = Oberschwaben, BW = Baden-Württemberg. Gefährdung: X = Ungefährdet, 3 = Gefährdet, 2 = Stark gefährdet, 0 = Erloschen/Verschollen.

5.3. *E. ligea*

5.3.1 Hypothese 1 (Arealodynamik)

Der Bestandsrückgang von *E. ligea* ist vor allem in Mitteleuropa zu beobachten. Belege hierfür liegen aus Belgien und aus der Schweiz vor (SBN 1987, GOFFART et al. 1999, LAFRANCHIS 2000, SONDEREGGER 2005). Die Art kommt außerhalb Skandinaviens erst ab der montanen Stufe vor. In der Schweiz ist ein starker Rückgang in den tiefen Lagen des Mittellandes belegt (SBN 1987, SONDEREGGER 2005).

Auch für Deutschland ist eine Arealregression in zahlreichen Bundesländern belegt (BROCKMANN 1989, KLAUSNITZER & REINHARDT 2006, THUST et al. 2006, REINHARDT et al. 2007, CDL NIEDERSACHSEN 2009, ZAPP 2010). In diesen Fällen sind meist Vorkommen in tieferen und/oder wärmeren Lagen betroffen. Ein direkter Bezug zu Klimaveränderungen wird jedoch nicht hergestellt.

Für Baden-Württemberg konnte die Arealregression von *E. ligea* anhand der Auswertung von Funddaten und vor allem durch Begehung ehemaliger Nachweisorte belegt werden. An etwa 50 ehemals belegten, vornehmlich in den wärmeren und atlantisch geprägten Regionen (Albvorland, Obere Gäue, Oberschwaben, Albtrauf) angesiedelten Vorkommensorten konnte die Art nicht mehr bestätigt werden.

Die Analysen zur Habitatqualität belegen, dass in den verschiedenen Bezugsräumen Baden-Württembergs durchaus unterschiedlich gute Voraussetzungen für eine Besiedlung durch *E. ligea* vorliegen. Demnach sind die Bedingungen in den Oberen Gäuen und im Albvorland signifikant schlechter als im Schwarzwald. Außerdem sind die Voraussetzungen in Oberschwaben signifikant besser als in den Oberen Gäuen. Diese Verteilung spiegelt allerdings die aktuelle Verbreitung von *E. ligea* nur bedingt wider. Allein durch die Kombination von Klima- und Habitatparametern ergibt sich ein detailliertes Bild, das die aktuelle Situation hinreichend genau darstellt.

Die unter Hypothese 1 gemachten Annahmen, dass der Rückgang von *E. ligea* tatsächlich stattgefunden hat und nicht auf Kartierungsdefizite zurückzuführen ist und dass diese Regression nicht (nur) durch verschlechterte Lebensraumbedingungen begründet ist, können somit in Gänze bestätigt werden.

5.3.2 Hypothese 2 (Metapopulationsdynamik)

Im Rahmen der Untersuchungen konnte belegt werden, dass *E. ligea* großflächige *Patches* signifikant bevorzugt. Der positive Einfluss einer guten Verknüpfung der Habitate konnte dagegen nicht nachgewiesen werden. Beide Parameter spielen in den komplexen Analysen und anschließend bei der Bewertung der Habitat- und Lebensraumqualität keine Rolle.

Für *E. ligea* gilt das bereits bei *E. aethiops* beschriebene Phänomen, dass durch das momentane Vorhandensein der Sturmwurfflächen eine hohe Konnektivität der *Patches* existiert. Hierdurch wird zum einen die starke Isolation, die vor den Sturmereignissen herrschte, überlagert und zum anderen die Wichtigkeit des Faktors „Konnektivität“ gemindert.

Generell wird der Flächenanspruch von *E. ligea* noch etwas höher eingeschätzt als der von *E. aethiops*, was durch den Vergleich der Flächengrößen besiedelter Habitate belegt werden kann. Aufgrund der häufig linienförmigen Habitate (Säume entlang von Waldwegen und -rändern) lässt sich die Flächengröße auch im Falle von *E. ligea* nur schlecht quantifizieren.

Zusammenfassend kann davon ausgegangen werden, dass sowohl Konnektivität als auch Flächengröße einen signifikanten Einfluss auf ein Vorkommen von *E. ligea* haben. Aufgrund der angewandten Methodik und der aktuellen Lebensraumsituation konnte dies jedoch im Rahmen der Untersuchungen nur bedingt nachgewiesen werden.

5.2.3 Hypothese 3 (Habitatpräferenzen)

Für *E. ligea* geeignete Habitate lassen sich hinreichend anhand der aufgenommen Parameter beschreiben. Besiedelte Flächen zeichnen sich durch eine Kombination von signifikant von unbesiedelten *Patches* unterscheidbaren Strukturparametern aus.

E. ligea bevorzugt Habitate, die eine signifikant abgeminderte potentielle Sonnenscheindauer aufweisen. Hierbei ist zu bemerken, dass es sich bei diesen Standorten keinesfalls um sehr schattige Waldbereiche (etwa mit potentiellen Sonnenscheindauern < 4 h) handelt, sondern um lichte Bereiche, die im Durchschnitt etwa 7 h Sonne erhalten können. Die im Rahmen der Untersuchungen für das Artenpaar *E. ligea*/*E. aethiops* ausgewählten potentiellen Habitate verfügen über eine Lichtheit, die keinesfalls repräsentativ für das aktuelle Waldbild ist. Analog zur potentiellen Sonnenscheindauer ist der Überschirmungsgrad der höheren Baumschichten in besiedelten Habitaten signifikant erhöht und trägt wesentlich zur Absenkung der Sonnenscheindauer bei. Die Bindung von *E. ligea* an lichte Wald(saum)habitate ist bereits vielfach beschrieben worden (BROCKMANN 1989, THUST et al. 2006, REINHARDT et al. 2007, STETTNER et al. 2007, ZAPP 2010).

Wie bei den anderen beiden Arten ist die Höhe der Krautschicht in besiedelten Habitaten signifikant reduziert. Dies hängt wiederum mit der geringeren Produktivität dieser Standorte und mit der geringen Wuchshöhe der belegten Wirtspflanzen(gattungen) *B. pinnatum* und *Luzula* spp. zusammen.

Die Deckungsgrade niedriger Strauchschichten sind in besiedelten Habitaten signifikant reduziert. Auch dies ist ein Hinweis auf die starke Bindung von *E. ligea* an Waldhabitate. Jüngere Sukzessionsstadien treten vermehrt im Übergangsbereich zum Offenland auf, etwa bei regelmäßiger Schafbeweidung. Hier ist die Art nur selten zur Nektaraufnahme anzutreffen, dagegen liegen die eigentlichen (Larval-)Habitate direkt am Waldrand oder bereits im lichten Waldesinneren, wo ältere Sukzessionsstadien dominieren.

Signifikant erhöhte Deckungsgrade von Kraut- und Moosschichten weisen wie bei den anderen beiden Arten auf die hohen mikroklimatischen Ansprüche der Larvalstadien hin. Gerade das Vorhandensein einer Moosschicht scheint für *E. ligea* eine wichtige Rolle als Puffer und Feuchtigkeitsspeicher zu übernehmen, da eine deckende Streuschicht meist fehlt. Diese ist sogar in besiedelten Habitaten signifikant reduziert. Dies ist jedoch keinesfalls darauf zurückzuführen, dass die Art streuschichtreiche *Patches* meidet, sondern darauf, dass in zwei der drei Schwerpunktregionen von *E. ligea* in Baden-Württemberg (Südschwarzwald, Adelegg) eine Streuschicht aus strukturellen Gründen (Fehlen von Streubildnern) nicht ausgebildet wird. Auf der Schwäbischen Alb dagegen ist eine Streuschicht in besiedelten Habitaten wiederum durchaus vorhanden.

Signifikant erhöhte Deckungsgrade der potentiellen Wirtspflanzen *C. epigejos*, *B. sylvaticum* und *Molinia* spp. weisen auf eine geringe Vorkommenschance für *E. ligea* hin. Im Falle von *C. epigejos* existiert eine enge Korrelation mit Sturmwurfflächen, die für eine Reproduktion der Art strukturell sowie meso- und mikroklimatisch nicht geeignet sind. Die Flächen sind zu offen und das Bestandsklima meist zu trocken-warm. Außerdem existiert auch aus der Literatur kein Hinweis auf eine Nutzung von *C. epigejos* als Wirtspflanze von *E. ligea*. *B. sylvaticum* wächst teilweise an Standorten, die für *E. ligea* zu schattig sind. Allerdings gibt es durchaus Überschneidungszonen, in denen die Pflanze als Wirtsgras infrage käme. Auch für *B. sylvaticum* liegen jedoch keine Hinweise auf eine Nutzung als Wirtspflanze vor. Pflanzen der Gattung *Molinia* konnten im Rahmen der Untersuchungen ebenfalls nicht als Wirtspflanzen identifiziert werden und weisen sogar signifikant höhere Deckungsgrade in unbesiedelten *Patches* auf. Auch aus der Literatur liegen bisher keine Belege für *Molinia* als Wirtspflanzengattung vor. Jedoch vermuten sowohl GOFFART et al. (1999) als auch ZAPP (2010) deren Nutzung. Im Rahmen der Untersuchungen konnte festgestellt, dass *M. caerulea* an ehemaligen Flugstellen der Art im Albvorland, am Albtrauf und in Oberschwaben regelmäßig abundant auftrat. Es ist wahrscheinlich, dass *E. ligea* in Dominanzbeständen dieser Pflanze reproduzierte. Dadurch, dass diese Flugstellen mittlerweile alle verwaist sind, entsteht eine Scheinkorrelation zwischen hohen Deckungsgraden von *Molinia* spp. und dem Fehlen von *E. ligea*. Die beiden Wirtspflanzen-Gattungen *Luzula* und *Carex* sind dagegen positiv korreliert mit einem Vorkommen von *E. ligea*. Im Falle von *L. sylvatica* konnte deren Nutzung für den Südschwarzwald belegt und für die Adelegg vermutet werden. Pflanzen der Gattung *Carex* sind in besiedelten *Patches* signifikant häufiger, konnten jedoch im Laufe der Untersuchungen nicht als Wirtspflanzen durch eine Eiablage oder einen Larvenfund abgesichert werden. Gesicherte Nachweise existieren bisher nur aus der Alpenregion (SBN 1987, HUEMER 2004, SONDEREGGER 2005). Eine Nutzung in Baden-Württemberg wird auf dieser Grundlage ebenfalls für wahrscheinlich gehalten.

Keinen signifikanten Einfluss auf ein Vorkommen von *E. ligea* hat die von der Schwäbischen Alb erstmals belegte Wirtspflanze *B. pinnatum*. Dies hängt damit zusammen, dass diese Pflanze sowohl im Südschwarzwald als auch auf der Adelegg kaum vertreten ist und nur auf der Schwäbischen Alb abundant anzutreffen ist.

Ein Bevorzugung kleinklimatisch besonders geeigneter, da stark eingenischter und kühl-feuchter Habitate in warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen kann aufgrund des weitgehenden Aussterbens der Art in diesen Regionen nur noch vermutet werden. Zumindest trifft dies auf zahlreiche Taleinschnitte im Naturraum Schönbuch und Glemswald im Albvorland sowie auf viele ehemals besiedelte Waldgebiete und Tobel in Oberschwaben zu.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass sich anhand der ausgewählten Parameter für *E. ligea* geeignete Habitate sehr gut beschreiben lassen. Dies wurde zudem durch die Definition von Optimalhabitaten und die nachfolgende Auswertung nach Habitatqualität nachgewiesen. Es besteht außerdem ein eindeutiger Trend zur Bevorzugung von lokalklimatisch kühleren Habitaten in warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen, der sich durch eine Kombination von Strukturparametern beschreiben lässt.

5.3.4 Hypothese 4 (Einfluss der Winterkälte)

Im Rahmen der Untersuchungen war es aus Platz- und Zeitgründen nicht möglich, die mit *E. medusa* praktizierten Überwinterungsversuche auch mit den Larvalstadien von *E. ligea* durchzuführen. Es kann deshalb keine Aussage über den Einfluss der Winterkälte auf die Präimaginalstadien der Art getroffen werden.

Die Ergebnisse zu den Untersuchungen der mikrostrukturellen Ansprüche der Larvalstadien (s. Hypothese 3) lassen jedoch vermuten, dass *E. ligea* in ähnlicher Weise wie *E. medusa* auf wechselhafte Wintertemperaturen und trocken-warme Frühjahre und Sommer reagieren dürfte. Es ist aufgrund des zweijährigen Entwicklungszyklus (vgl. SBN 1987, BINK 1992, TOLMAN & LEWINGTON 1998, SONDEREGGER 2005) und der damit getrennt ablaufenden Reproduktionskreisläufe gerader und ungerader Jahre anzunehmen, dass sich klimatische Veränderungen, die die Larvalentwicklung beeinträchtigen, etwa doppelt so stark auswirken wie bei einjähriger Entwicklung. In geraden Jahren scheinen in der Vergangenheit bereits mehrmals sehr schlechte Bedingungen für *E. ligea* geherrscht zu haben, denn diese Populationen sind aktuell weitaus individuenärmer und treten ausschließlich in den Verbreitungszentren auf.

5.3.5 Hypothese 5 (Einfluss von Bewirtschaftungsform und Störungen)

Mehr noch als *E. aethiops* ist *E. ligea* an walddnahe Saumhabitate gebunden, die normalerweise keiner regelmäßigen Nutzung unterliegen. Entlang von Waldwegen trägt jährweises Mulchen zum Erhalt der gräserreichen Säume bei. Im Wald selbst entstehen geeignete Habitate in Zeiten der Hochwaldnutzung durch Verzicht auf Kahlschläge und durch die Aufgabe traditioneller Waldnutzungsformen nicht mehr. Hier ist die Art momentan auf zufällige Ereignisse wie Stürme angewiesen.

Die Abhängigkeit von einem Brachecharakter, einhergehend mit entsprechenden mikroklimatischen Bedingungen ist auf die Ansprüche der Larvalstadien zurückzuführen. Ihre Wirtspflanzen finden sich ausschließlich im ungenutzten oder sporadisch gemulchten Saumbereich. Hier herrschen feucht-frische Bedingungen vor, die durch eine Kombination hoher Überschirmungsgrade von Baum- und Strauchschichten sowie hoher Deckungsgrade von Kraut-, Moos- und (regional) Streuschichten hervorgerufen werden.

5.3.6 Rückgangsursachen von *E. ligea*

Im Gegensatz zu den beiden anderen Arten war *E. ligea* schon historisch auf den Südteil Baden-Württembergs beschränkt und fehlt in den Bezugsräumen Oberrheinebene, Kraichgau und Neckarbecken, Tauberland, Kocher-Jagst-Region und Keuperwaldberge ganz. Nachdem die Art während der 1990er-Jahre im Albvorland und im Nordteil der Oberen Gäue ausgestorben ist, besiedelt sie aktuell nur noch die Schwäbische Alb, den Südteil der Oberen Gäue, den Südschwarzwald und kleine Bereiche Oberschwabens.

Im Vergleich zu *E. aethiops* ist *E. ligea* noch mehr an Wälder gebunden und besiedelt bevorzugt äußere und innere Saumbereiche. Auf versauften Halbtrockenrasen ist die Art dagegen nur sehr selten anzutreffen. Die besiedelten Habitate zeichnen sich fast immer durch ein luftfeuchtes und kühles Bestandsklima aus. Darum handelt es sich häufig um kühl-feuchte Taleinschnitte (z.B. die Tobel der Adelegg) oder feuchte, halbschattige Waldbereiche. Im Gegensatz zu *E. aethiops* benötigt *E. ligea* keinen

ausgesprochen lichten oder gar leicht xerothermen Charakter der Habitate, ist aber ebenso wenig in komplett verschatteten Hochwäldern zu finden. Das ist unter anderem damit zu erklären, dass hier kein Wachstum der Wirtspflanzen möglich ist. Diese befinden sich entweder im lichten Waldesinneren oder am Saum entlang von inneren und äußeren Waldrändern (vgl. WIKLUND 1984, SBN 1987, SONDEREGGER 2005, ZAPP 2010). Im Schwarzwald und auf der Adelegg werden Arten aus der Gattung *Luzula* als Wirtspflanzen genutzt. Auf der Schwäbischen Alb konnte *B. pinnatum* als Wirtspflanze ermittelt werden. Die Mikrohabitate unterscheiden sich auf der Alb nur unwesentlich von denen von *E. aethiops*. Es handelt sich ebenfalls um teilbeschattete, frisch-feuchte und streureiche Fazies von *B. pinnatum*. Ganz im Gegensatz dazu fehlt den Larvalhabitaten im Schwarzwald und auf der Adelegg eine Streuschicht. Ähnlich wie *B. pinnatum* auf der Alb, bilden hier verschiedene *Luzula*-Arten (z.B. *L. sylvatica*) deckende Dominanzbestände, die die Larven als Wirtspflanzen nutzen.

E. ligea scheint im Vergleich zu *E. aethiops* noch etwas mobiler zu sein, da sich nutzbare (Larval-)Habitate häufig entlang linienartiger Saumbereiche befinden. Dies bestätigt auch die Beobachtung, dass *E. ligea* fast ausschließlich nur vereinzelt und zerstreut entlang derartiger Strukturen angetroffen werden kann, im Gegensatz zu *E. aethiops*, die an ihren Flugstellen meist sehr abundant ist.

Ein Auftreten von *E. ligea* scheint aktuell nur noch in sehr kühlem oder zumindest kontinental geprägtem Großklima möglich zu sein. Das Vorkommen am aktuell wärmsten Standort ist die Population im Illertal auf primär bayerischem Landesgebiet. Neben dem auch hier subkontinentalen Charakter des Klimas ist der Lebensraum (lichte, gräserreiche Auwälder) als ideal zu bezeichnen, was das abundante Auftreten der Art erklärt. Alle anderen Populationen befinden sich in sehr kühlem (Südschwarzwald, Mittlere und Westalb) und/oder kontinental geprägtem (Ostalb, Adelegg) Großklima.

Die komplexen Analysen belegen ebenso wie zahlreiche Mittelwertvergleiche deutlich, dass der Rückgang von *E. ligea* primär klimatisch bedingt ist. Auch das schon in historischer Zeit beobachtete Fehlen der Art in den warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen stützt diese These. An die Struktur ihrer Habitate scheint die Art im Vergleich zu *E. aethiops* weniger Ansprüche zu stellen, da sie in geringerem Maße von offenen und lichten Waldstrukturen abhängig ist. Trotzdem ist der beobachtete Rückgang der Art enorm und hat bereits zu einem kompletten Erlöschen der Populationen in warmen und atlantisch geprägten Bezugsräumen geführt. Die Bestandsaufnahme ehemals besiedelter Habitate in diesen Bezugsräumen hat gezeigt, dass sie sich nicht signifikant von aktuell besiedelten anderer Bezugsräume unterscheiden und sich auch strukturell im Vergleich zu früher kaum verändert haben. Nichtsdestotrotz musste auch *E. ligea* regional Lebensraumeinbußen durch die Hochwaldnutzung, Aufforstung und Verlust von ausgeprägten Saumbereichen hinnehmen.

Wie wirkt sich die Klimaerwärmung auf *E. ligea* aus? *E. ligea* scheint nicht nur in besonderem Maße sensibel auf warme und atlantisch geprägte Großklimata zu sein, sondern bereits auf Veränderungen, die zu diesem Klimacharakter führen, besonders stark zu reagieren. Ebenso wie die beiden anderen *Erebia*-Arten, benötigen die Larvalstadien für eine erfolgreiche Entwicklung ein kühl-feuchtes Mikroklima. Im Gegensatz zu diesen beiden Arten wird dieses Mikroklima jedoch nur regional mithilfe hoher Deckungsgrade von Kraut-, Streu- und Moosschichten aufrechterhalten. Häufig wachsen die Wirtspflanzen auf dem nackten Boden. Durch die Wahl luftfeuchter und kühler Makrohabitate, die hohe Deckungsgrade von Baum- und Strauschichten sowie geeignete Expositionen und Inklinationen

aufweisen, wird das Fehlen von niedrigen Vegetationsschichten weitgehend kompensiert. Trotzdem ist hierdurch die Auswahl geeigneter Habitate für *E. ligea* deutlich eingeschränkt. Veränderungen im Großklima, die sich auch auf die mikroklimatischen Eigenschaften in den Larvalhabitaten auswirken, können aufgrund des Fehlens dieser Vegetationsschichten deutlich schlechter ausgeglichen werden. Zudem ist zu beachten, dass den Weibchen von *E. ligea* im Allgemeinen aufgrund des zweijährigen Entwicklungszyklus nur halb so viele Eier zu Verfügung stehen wie den anderen beiden Arten (beobachtet für alle drei Arten zwischen 30 und 50 Stück pro Weibchen). Da *E. ligea* einen zweijährigen Entwicklungszyklus besitzt, müssen die beiden komplett voneinander getrennten Populationen über diese Entwicklungszeit mit der gleichen Anzahl an Eiern auskommen, die *E. aethiops* und *E. medusa* jeweils für ein Jahr zu Verfügung haben. Die strukturellen Unterschiede im Mikrohabitat sowie die geringere Reproduktionsrate dürften also die erhöhte Sensibilität von *E. ligea* gegenüber Klimaänderungen erklären.

Regional sind die Gefährdungspotentiale, die vom Lebensraum- bzw. vom Klimawandel ausgehen, wiederum recht unterschiedlich. Deshalb soll analog zu den beiden anderen Arten eine detaillierte Analyse der einzelnen Bezugsräume erfolgen.

5.3.6.1 Rückgangsursachen im Albvorland

Im Albvorland ist *E. ligea* seit Mitte der 1990er-Jahre ausgestorben. Besiedelte Habitate waren häufig luftfeuchte, tief eingeschnittene Täler und lichte Pfeifengras-Kiefernwälder. Über die genutzten Wirtspflanzen kann nur spekuliert werden, auffällig ist das abundante Auftreten von *M. caerulea* an zahlreichen ehemaligen Flugstellen. Die Lebensräume entsprechen auch heute noch den Anforderungen von *E. ligea* an die Strukturelemente des Makro- und Mikrohabitats. Breite, magere und gräserreiche Wald- und Wegsäume finden sich im halbschattigen und luftfeuchten Bereich der Einschnitte kühler Täler. Durch den linienförmigen Charakter dieser Habitate sind diese gut miteinander verknüpft. An wenigen ehemaligen Flugstellen hat die Verschattung durch Sukzession und Hochwaldnutzung ein auch für *E. ligea* nicht mehr besiedelbares Maß erreicht. Generell können jedoch im Fall von *E. ligea* nicht Lebensraumverluste für das Aussterben im Albvorland verantwortlich gemacht werden, sondern es handelt sich eindeutig um eine Reaktion auf ein sich erwärmendes Klima in einem bereits warmen und atlantisch geprägten Bezugsraum. Dieser Befund wird auch dadurch gestützt, dass aus dem Albvorland nur Nachweise aus ungeraden Jahren bekannt geworden sind. Die allgemein individuenärmeren Populationen der geraden Jahre waren also seit Beginn der Aufzeichnungen niemals in der Lage, das Albvorland zu besiedeln.

Prognose: Aufgrund des warmen und atlantisch geprägten Großklimas im Albvorland ist trotz geeigneter Habitate nicht mit einer Neubesiedelung durch *E. ligea* zu rechnen.

5.3.6.2 Rückgangsursachen in den Oberen Gäuen

Im Nordteil der Oberen Gäue sind die Populationen von *E. ligea* analog zum Albvorland ebenfalls Mitte der 1990er-Jahre erloschen. Dagegen existieren im Südteil der Oberen Gäue sowie in den Naturräumen Alb-Wutach-Gebiet und Baar noch aktuelle Vorkommen. Diese sind jedoch weit verstreut und meist individuenarm. Im Gegensatz zum Albvorland werden bzw. wurden in den Oberen Gäuen vermehrt

versaumte Halbtrockenrasen im Übergang zu lichten Kiefernwäldern besiedelt. Diese zeichnen sich allgemein durch ein xerothermes Mikroklima aus. Hierdurch kann in zahlreichen Fällen das bereits frühzeitige Aussterben der Art im klimatisch - im Vergleich zum Albvorland günstigeren - Bezugsraum erklärt werden. Strukturell unterscheiden sich diese Habitate von den ehemaligen des Albvorlandes außerdem durch geringere Deckungsgrade der Baumschichten bei erhöhter Deckung von Strauch- und Krautschichten. *B. pinnatum* übernimmt hier die Rolle der dominant vertretenen Wirtspflanze.

Der starke Rückgang von *E. ligea* in den Oberen Gäuen kann ebenfalls nicht durch Lebensraumverluste oder -veränderungen erklärt werden. Zahlreiche der ehemals besiedelten Habitate befinden sich innerhalb von Naturschutzgebieten, deren Struktur über Jahrzehnte durch regelmäßige Nutzung erhalten und vor Sukzession bewahrt wurde. Der Fakt, dass *E. ligea* gerade im wärmeren Nordteil der Oberen Gäue bereits ausgestorben ist, bestätigt die Vermutung, dass sich die Art auch in diesem Bezugsraum aus klimatischen Gründen deutlich regressiv verhält.

Prognose: Bei gleichbleibender Erwärmung und Atlantisierung des Klimas ist in Zukunft nicht mehr mit einem Auftreten von *E. ligea* im Nordteil der Oberen Gäue zu rechnen. Aufgrund des häufig eher xerothermen Charakters der besiedelten Habitate im Südteil des Bezugsraumes ist auch in den eigentlich großklimatisch gut geeigneten Naturräumen Alb-Wutach-Gebiet und Baar mit weiteren Rückgängen zu rechnen. Es wird prognostiziert, dass *E. ligea* innerhalb der nächsten 20-30 Jahre aus diesem Bezugsraum komplett verschwinden wird.

5.3.6.3 Rückgangsursachen im Schwarzwald

Im Schwarzwald muss zwischen dem nicht mehr besiedelten Nordschwarzwald und dem aktuellen Verbreitungsschwerpunkt im Südschwarzwald unterschieden werden.

Die letzten Nachweise aus dem Nordschwarzwald datieren von Mitte der 1970er-Jahre. Über die Gründe des Verschwindens der Art aus diesem eigentlich klimatisch gut geeigneten Raum kann nur spekuliert werden. Auch die Lebensräume weisen in Form von breiten Wald- und Wegsäumen sowie luftfeuchten, lichten Tälern mit dominanten Beständen der Wirtspflanzen-Gattung *Luzula* eine gute Eignung auf.

Im Südschwarzwald ist *E. ligea* aktuell weit verbreitet und in der Lage über die zahlreichen Saumstrukturen individuenreiche Metapopulationen aufzubauen. Rückgänge wurden vor allem an den klimatisch begünstigten nördlichen, westlichen und südlichen Ausläufern des Schwarzwaldes beobachtet, während die Populationen im zentralen Hochschwarzwald und im kontinental geprägten Ostteil des Schwarzwaldes stabil sind. Diese marginale Arealregression im Südschwarzwald hat mit Sicherheit ebenfalls klimatische Ursachen. Strukturell weisen die besiedelten Habitate im Südschwarzwald keinesfalls eine besondere Eignung auf, häufig handelt es sich sogar um eher strukturarme Waldsäume. Die Besiedelung derartiger nur mäßig geeigneter Strukturen ist allerdings ein Charakteristikum intakter Metapopulationen (HANSKI & THOMAS 1994, HANSKI 1999).

Prognose: Aufgrund der Isoliertheit der ehemals besiedelten *Patches* im Nordteil des Schwarzwaldes ist hier nicht mit einer Neubesiedelung zu rechnen. Im Südschwarzwald ist mit einem weiteren Rückgang von *E. ligea* westlich der Wetterscheide zu rechnen. Dagegen dürften die Populationen im Hochschwarzwald und im Ostteil des Südschwarzwaldes weitgehend konstant bleiben, da sie sich im klimatischen Optimum der Art in Baden-Württemberg befinden.

5.3.6.4 Rückgangsursachen auf der Schwäbischen Alb

Auf der Schwäbischen Alb besitzt *E. ligea* im mittleren Teil und auf der Westalb einen weiteren Verbreitungsschwerpunkt. Die Vorkommen auf der Ostalb sind dagegen seit Jahrzehnten rückläufig und heutzutage wahrscheinlich auf einen kleinen Bereich um das Wental (MTB 7226) beschränkt. Hier ist wohl nur noch die Population ungerader Jahre existent.

Besiedelt werden bevorzugt innere und äußere Waldsäume, Offenflächen innerhalb der Wälder und Sturmwurfflächen, deutlich seltener auch versaumte Halbtrockenrasen und lichte Kiefernwälder. Strukturell zeichnen sich die Habitate durch hohe Deckungsgrade niedriger Vegetationsschichten aus, die ein feucht-frisches Mikroklima gewährleisten. Als Wirtspflanze konnte *B. pinnatum* belegt werden.

Die Rückgänge auf der Ostalb, auf der Hegualb sowie am nördlichen und südlichen Albtrauf sind eindeutig auf klimatische Veränderungen zurückzuführen. Ausschließlich die kühlest und/oder am stärksten kontinental geprägten Regionen auf der Schwäbischen Alb können heutzutage noch von *E. ligea* besiedelt werden.

Prognose: Bei sich fortsetzender Klimaerwärmung dürfte der weitere Rückgang von *E. ligea* auch auf der Alb nicht aufzuhalten sein. Es wird vermutet, dass die letzten Populationen auf der Ostalb innerhalb der nächsten 10 Jahre erlöschen werden. Auch auf der mittleren Albhochfläche ist von einer weiteren Arealregression auszugehen, sodass sich die Vorkommen von *E. ligea* zukünftig auf die Hochlagen der Mittleren Alb und der Westalb konzentrieren werden.

5.3.6.5 Rückgangsursachen in Oberschwaben

E. ligea war ehemals in Oberschwaben weit verbreitet, tritt allerdings heutzutage außerhalb der Adelegg nur noch im Unteren Illertal auf. Aus den Riß-Aitrach-Platten und den Donau-Ablach-Platten verschwand die Art Ende der 1980er-Jahre. Im Oberschwäbischen Hügelland, im Hegau und im Westallgäuer Hügelland hielt sie sich bis etwa zur Jahrtausendwende.

Bei den besiedelten Habitaten handelte es sich häufig um lichte, luftfeuchte Waldtäler (z.B. Altdorfer Wald, Argental bei Wangen i. A.) oder um Moorwälder. Diese sind in strukturell geeigneter Ausprägung auch heute noch vorhanden. *E. ligea* hat sich trotzdem bis in den äußersten Südosten Baden-Württembergs auf die Adelegg zurückgezogen. Die hier besiedelten Tobel weisen einen luftfeuchten, halbschattigen Charakter auf, Wirtspflanzen der Gattung *Luzula* bilden dominante Bestände entlang der Tobelhänge. Im Gegensatz dazu tritt *E. ligea* individuenreich im lichten und struktureichen Waldgebiet im wärmeren, aber subkontinental geprägten Unteren Illertal auf. Dies kann als Beleg dafür gelten, dass selbst diese Art in tieferen Lagen vorkommen kann, wenn die Lebensraumbedingungen ideal sind.

Der Rückzug von *E. ligea* auf diese letzten besiedelten oberschwäbischen Lebensräume ist mit Sicherheit klimatisch bedingt. Strukturell unterscheiden sich die Tobel und Waldtäler im übrigen Oberschwaben kaum von denen der Adelegg.

Prognose: Mit Ausnahme des Waldgebietes im Unteren Illertal wurden bereits alle weiteren klimatisch weniger geeigneten Standorte von *E. ligea* aufgegeben. Das kühl-feuchte, subkontinental geprägte Klima der Adelegg kann der Art mit Sicherheit über Jahrzehnte hinaus geeignete Bedingungen bieten, weshalb hier in absehbarer Zeit nicht mit einem Erlöschen zu rechnen ist. Das Vorkommen im Unteren Illertal ist einerseits durch die zu erwartende Erwärmung des Klimas und andererseits durch mögliche

Nutzungsänderungen gefährdet. Bei Beibehaltung der aktuellen Nutzungsweise ist mit einem Überleben der Population auch innerhalb der nächsten 20-30 Jahre zu rechnen. Durch eine Hochwaldnutzung wäre dieses Vorkommen jedoch innerhalb weniger Jahre akut vom Aussterben bedroht.

Bei gleichbleibender Klimaerwärmung und fortschreitender Verschlechterung der Lebensraumsituation wird sich das Verbreitungsareal von *E. ligea* in Baden-Württemberg weiter verkleinern. Diese Arealregression wäre primär als Folge klimatischer Veränderungen anzusehen, die sekundär durch Lebensraumverluste beschleunigt wird. Die folgende Abbildung (Abb. 5.3) zeigt die aktuelle Verbreitung und den prognostizierten Rückgang über die Zeitspanne von 10 und von 50 Jahren.

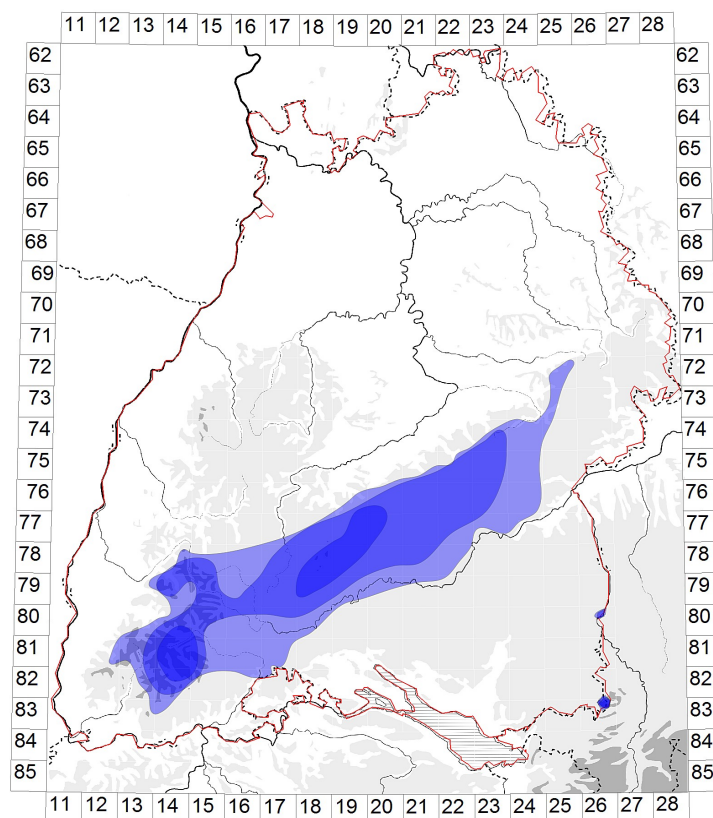


Abb. 5.3: Aktuelle und prognostizierte Verbreitung für die Zeitspanne von 10 und von 50 Jahren von *E. ligea* in Baden-Württemberg.

hellblauer Bereich: Aktuelle Verbreitung von *E. ligea*

intermediärer Bereich: Prognostizierte Verbreitung in 10 Jahren

dunkelblauer Bereich: Prognostizierte Verbreitung in 50 Jahren

5.3.6.6 Maßnahmen zur Erhaltung und zum Schutz von *E. ligea* in Baden-Württemberg

E. ligea ist im Vergleich zu *E. aethiops* mehr an Wälder gebunden, jedoch weniger abhängig von der Lichtheit dieser Habitate. Zahlreiche aktuelle Vorkommen belegen, dass strukturreiche, zumindest teilweise aufgelichtete Wälder mit luftfeuchten Taleinschnitten zu den präferierten Lebensräumen der Art in Baden-Württemberg zählen. Prinzipiell können zum Schutz von *E. ligea* ebenfalls die für *E. aethiops* empfohlenen Pflegemaßnahmen innerhalb der Wälder angewandt werden. Das Hauptaugenmerk sollte hierbei auf den noch großflächig vorhandenen Metapopulationen der Schwäbischen Alb und des Südschwarzwaldes gelegt werden. Im Unteren Illertal ist allein schon wegen des Vorkommens des in Baden-Württemberg vom Aussterben bedrohten Gelbringfalters (*Lopinga achine*) eine Beibehaltung der traditionellen Waldbewirtschaftung zu fordern. Auf der Adelegg empfiehlt es sich vor allem die breiten Wald- und Wegsäume innerhalb der Tobel zu fördern, auf Aufforstungen zu verzichten und neben der Hochwaldnutzung kleinere Bereiche mit alternativen Nutzungsformen zu schaffen.

5.3.6.7 Einstufung von *E. ligea* für die neue Rote Liste

Die folgende Tabelle (Tab. 5.3) gibt die auf Grundlage der ausgewerteten Funddaten erfolgte Gefährdungseinschätzung in den jeweiligen Großräumen an.

Tab. 5.3: Einstufung von *E. ligea* in die Rote Liste Baden-Württembergs und der Großräume.

Großraum	OR	SW	NT	SA	OS	BW
Gefährdung	-	X	2	V	1	3

Legende: Region: OR = Oberrheinebene, SW = Schwarzwald, NT = Neckar-Tauberland, SA = Schwäbische Alb, OS = Oberschwaben, BW = Baden-Württemberg. Gefährdung: X = Ungefährdet, 3 = Gefährdet, 2 = Stark gefährdet, 0 = Erloschen/Verschollen.

Falls *E. ligea* am südlichen Oberrhein jemals bodenständig war, muss sie heute in diesem Großraum als erloschen gelten. In diesem Fall wird der Einschätzung der letzten Roten Liste (EBERT et al. 2005) gefolgt, die die Art in dieser Region als „Nicht vorkommend“ wertet.

Trotz des Erlöschens der Populationen im Nordteil des Schwarzwaldes ist *E. ligea* im Südschwarzwald noch weit verbreitet und regional häufig. Aufgrund der guten klimatischen Eignung der Region und des Angebots an geeigneten Habitaten wird die Art hier weiterhin als „Ungefährdet“ eingeschätzt.

Im Neckar-Tauberland ist die Verbreitungs- und Gefährdungssituation von *E. ligea* zweigeteilt. Im Nordteil der Oberen Gäue sowie im Albvorland ist sie mittlerweile erloschen, im Südteil jedoch noch verbreitet bei aktuell rückläufiger Tendenz. Aufgrund des großräumigen Erlöschens in weiten Teilen des Neckar-Tauberlandes und der zu beobachtenden Rückzugstendenzen im Südteil wird die Art als „Stark gefährdet“ eingestuft und somit um eine Gefährdungskategorie höher eingeschätzt als in der letzten Roten Liste (EBERT et al. 2005).

Auf der Schwäbischen Alb sind vor allem auf der Ostalb als auch am Albtrauf der mittleren Albhochfläche mittlerweile Populationen in ganzen Regionen erloschen. Allein die Vorkommen auf der klimatisch besser geeigneten Westalb scheinen aktuell noch stabil zu sein. Aufgrund dieser beginnenden Arealregression wird vorgeschlagen, *E. ligea* für die Schwäbische Alb in die Vorwarnliste aufzunehmen.

In Oberschwaben ist die ehemals dort weit verbreitete Art weitgehend nur noch auf der Adelegg anzutreffen, wo die Vorkommen aktuell stabil scheinen. Das Vorkommen im Unteren Illertal ist nur bei Ausweitung der Habitate auf baden-württembergischer Seite als zur Landesfauna gehörig zu werten. Aufgrund des Erlöschens der Art in weiten Teilen des Großraumes und des (auf baden-württembergischer Seite) nur wenige Quadratkilometer großen Rückzugsgebiets der Adelegg sollte die Art hier als „Vom Aussterben bedroht“ eingestuft werden und damit um zwei Gefährdungskategorien herauf gestuft werden.

Für das gesamte Bundesland wird eine Einstufung als „Gefährdet“ vorgeschlagen, womit auch diese *Erebia*-Art Eingang in die Rote Liste finden würde. Die aktuell noch guten Vorkommen im Südschwarzwald und Teilen der Schwäbischen Alb verhindern momentan eine noch höhere Gefährdungseinstufung. Die Populationsentwicklung sollte jedoch gerade bei *E. ligea* während der nächsten Jahre genau beobachtet werden.

6. Fazit

Die Verbreitung der untersuchten Mohrenfalter-Arten ist in jeweils unterschiedlichem Maße abhängig vom herrschenden Makroklima und vom Habitatangebot (vgl. Tab. 6.1). Je nach Region vermögen ideale Lebensraumbedingungen eine eher schlechte, da atlantische und warme Klimaeignung zu überlagern. Im Umkehrschluss sind die Arten in klimatisch gut geeigneten, da kühlen und kontinentalen Regionen in der Lage, Habitate von nur mittelmäßiger Güte zu nutzen. Es ist bekannt, dass Arten am Rande ihres Verbreitungsareals kleinere Populationen ausbilden, engere Habitatansprüche haben, ihre Metapopulationen zerstreuter und allgemein anfälliger gegenüber Umweltveränderungen sind (J. A. THOMAS et al. 1994, 1999). Prinzipiell können die *Erebia*-Populationen, die sich nicht im klimatischen Optimum befinden, ebenfalls als derartige Rand-Populationen aufgefasst werden. Entsprechend sind ihre Ansprüche an Habitate, Wirtspflanzen und Mikrokimate weitaus höher als im Verbreitungszentrum. *E. medusa* reagiert sensibel auf eine Erwärmung und Atlantisierung des Klimas. Zusätzlich erleidet die Art durch Eutrophierung, Nutzungsaufgabe und -intensivierung empfindliche Lebensraumverluste, die den klimatisch bedingten Aussterbeprozess beschleunigen. Aktuell sind nur noch die Metapopulationen der Schwäbischen Alb als weitgehend konstant anzusehen, während die Vorkommen in allen anderen Regionen jeweils durch eine Kombination von pessimalen Klima- und Lebensraumveränderungen rückläufig sind.

E. aethiops erleidet durch die aktuelle Hochwaldnutzung empfindliche Lebensraumeinbußen, die durch die auf halboffenen Standorten wirkende Klimaerwärmung noch beschleunigt wird. Wie *E. medusa* ist *E. aethiops* deshalb nur noch auf der Schwäbischen Alb in der Lage ausgeprägte Metapopulationen auszubilden. In allen anderen Regionen ist die Art durch eine Kombination von Lebensraumverlusten innerhalb der Wälder und einer pessimalen Klimaentwicklung in xerothermen Habitaten stark rückläufig.

E. ligea reagiert äußerst sensibel auf warme und atlantisch geprägte Großkimate und kann deshalb nur noch in Ausnahmefällen in idealen Lebensräumen außerhalb der höheren Lagen angetroffen werden. Ihre Ansprüche an den Lebensraum sind dagegen eher gering, weshalb die Art in entsprechendem Klima in der Lage ist, ausgeprägte Metapopulationen auszubilden.

Diese Arbeit hat die Wirkungsweise verschiedener Einflussgrößen auf eine klimasensible Tagfaltergattung am Beispiel dreier Arten dargestellt. Die Ergebnisse liefern wichtige Hinweise auf das komplexe Zusammenwirken unterschiedlicher Faktoren auf die Überlebenschancen von Arten und Populationen. Wahrscheinlich sind die dargestellten Sachverhalte auch auf andere Insektenarten anwendbar und übertragbar. Unter den Tagfaltern sollten besonders Arten mit boreo-montanem oder arktisch-alpinem Verbreitungsgebiet und sich auflösendem mitteleuropäischem Verbreitungsbild hinsichtlich der dargestellten Sachverhalte untersucht werden. Beispielhaft können hierfür der Hochmoor-Gelbling (*Colias palaeno*), die Feuerfalter-Arten *Lycaena helle*, *L. virgaureae* und *L. hippothoe* und der Große Eisvogel (*Limenitis populi*) genannt werden. Vielleicht wird es gelingen, mithilfe der im Rahmen der Untersuchungen gewonnenen Erkenntnisse, einen tieferen Einblick in die häufig unklaren Rückgangsursachen weiterer Tagfalterarten zu erhalten.

Tab. 6.1: Übersicht über die wichtigsten Erkenntnisse zu den drei untersuchten *Erebia*-Arten.

	<i>E. medusa</i>	<i>E. aethiops</i>	<i>E. ligea</i>
Verbreitung in Baden-Württemberg	Verbreitungszentrum auf der Schwäbischen Alb, kleinere Metapopulationen im Tauberland, in den Oberen Gäuen und im Westallgäuer Hügelland	Verbreitungszentrum auf der Schwäbischen Alb, kleinere Metapopulationen im Tauberland und am südlichen Oberrhein	Verbreitungszentren im Südschwarzwald und auf der Schwäbischen Alb, Restpopulationen im Unteren Illertal und auf der Adelegg
Arealregression in Baden-Württemberg	Aussterben in der Oberrheinebene und am Kaiserstuhl, fast vollständiges Erlöschen im Kraichgau und Neckarbecken, im Albvorland und in weiten Teilen Oberschwabens	Aussterben am nördlichen Oberrhein, am Kaiserstuhl und im Kraichgau und Neckarbecken, fast vollständiges Erlöschen in der Kocher-Jagst-Region, in den Keuperwaldbergen, im Albvorland und in Oberschwaben	Aussterben im Nordteil der Oberen Gäue und im Albvorland, fast vollständiges Erlöschen in Oberschwaben
Lebensraum	Schwach geneigte, schafbeweidete Halbtrockenrasen und magere Brachen mit hohen Deckungsgraden von Moos-, Streu- und Krautschichten sowie der Wirtspflanzen (meist <i>Festuca</i> spp.) in Mittelgebirgslagen	Häufig hanggeneigte, strukturreiche Waldsäume, lichte Wälder und versäumte Halbtrockenrasen mit hohen Deckungsgraden von Moos-, Streu- und Krautschichten sowie der Wirtspflanzen (meist <i>Brachypodium pinnatum</i>) in Mittelgebirgslagen	Halbschattige, luftfeuchte Wald-Offenland-Ökotope, lichte Wälder und Taleinschnitte mit hohen Deckungsgraden von Moos- und Krautschichten sowie der Wirtspflanzen (meist <i>Luzula</i> spp.) in Mittelgebirgslagen
Larvalhabitat	Gut besonnte, frisch-feuchte Brachebereiche mit hohen Deckungsgraden der unteren Vegetationsschichten und der Wirtspflanzen	Teilbesonnte, frisch-feuchte Fazies der Wirtspflanzen mit hohen Deckungsgraden der unteren Vegetationsschichten	Teilbesonnte, frisch-feuchte Fazies der Wirtspflanzen mit regional unterschiedlich hohen Deckungsgraden der unteren Vegetationsschichten
Überwinterungsbedingungen	Signifikant verringerte Larval-Mortalität unter konstant kalten Bedingungen gegenüber warmen oder wechselhaften Bedingungen	Wurde nicht geprüft	Wurde nicht geprüft
Rückgangsursachen	Regional unterschiedlich, klimatische Einflüsse überlagern Lebensraumveränderungen leicht	Regional unterschiedlich, Lebensraumveränderungen überlagern klimatische Einflüsse leicht	Klimatische Einflüsse überlagern Lebensraumveränderungen deutlich
Schutzmaßnahmen	Berücksichtigung der Ansprüche der Art bei Pflegekonzeptionen in Naturschutzgebieten, Belassen von mageren Brachen, Verknüpfung von Einzelpopulationen über Verbundstrukturen, Einrichtung von Pufferzonen	Öffnung der Wälder durch Wiedereinführung traditioneller Waldnutzungsformen und Kahlschlagsnutzung, Schaffung strukturreicher Waldsäume und Verknüpfung von Einzelpopulationen über Verbundstrukturen	siehe <i>E. aethiops</i>

7. Methodendiskussion

Zur Ermittlung klimatischer Unterschiede in den verschiedenen Bezugsräumen wurde auch die Rohrzucker-Inversionsmethode angewandt (vgl. PALLMANN et al. 1940, MÜHLENBERG 1989, STEUBING & FANGMEIER 1992, BETZ 1998). Hierbei wird eine wässrige Rohrzuckerlösung temperaturabhängig hydrolysiert. Aus rechtsdrehender Saccharose entsteht linksdrehender Invertzucker, der sich aus Glucose und Fructose zusammensetzt (vgl. BETZ 1998). Der jeweilige Drehwinkel zwischen Anfangs- und Endwert ergibt also ein Maß dafür, wie weit die Reaktion zum Zeitpunkt der Messung fortgeschritten ist, also welche Temperatursummen auf die Rohrzuckerlösung eingewirkt haben (MÜHLENBERG 1989).

Zwar funktionierte die Ermittlung und Berechnung der Temperatursummen mittels Polarimeter, allerdings konnten die Proben aufgrund der großen Entfernung der Standorte (z.B. südlicher Oberrhein, Oberschwaben, Tauberland) untereinander nicht an jeweils dem selben Tag ausgebracht und eingesammelt werden. Hierfür wurden jeweils drei Tage benötigt. Da während der dreitägigen Sammelperiode auch noch ein deutlicher Temperaturanstieg stattfand, resultierten signifikante Unterschiede in den auf die Proben einwirkenden Temperatursummen. Hierdurch waren die Proben nicht mehr vergleichbar. Auf eine Darstellung der Ergebnisse wurde deshalb verzichtet, auch wenn ein signifikant verringernder Einfluss der Streuschicht auf die wirkenden Temperatursummen ermittelt werden konnte.

Im Rahmen der Kartierung potentieller *Erebia*-Standorte und ehemaliger Fundorte konnte aus Zeitgründen natürlich nur ein Teil der aus der Literatur bekannten Flugstellen sowie nur ein sehr geringer Prozentsatz potentieller Habitate kontrolliert werden. Auch muss davon ausgegangen werden, dass das zu Verfügung stehende Datenarchiv keinesfalls komplett ist, besteht es doch mehrheitlich aus ehrenamtlich und nur stichprobenartig erhobenen Daten. Es ist also durchaus möglich, dass in schlecht kartierten und von einer der *Erebia*-Arten nur sporadisch besiedelten Regionen noch Reliktpopulationen existieren, die in den Verbreitungskarten nicht dargestellt sind. Auch ist es möglich, dass Populationen, die nur in geringer Dichte überdauern trotz zweimaliger Begehung nicht entdeckt werden. Beispielsweise erreichte den Autor erst im Jahre 2013 die Meldung eines Wiedernachweises von *E. medusa* aus dem nördlichen Kraichgau, obwohl die Art am Fundort zuvor mehrmals nicht bestätigt werden konnte. Das letzte Vorkommen von *E. aethiops* im Naturraum Schönbuch und Glemswald wäre ohne detaillierte Kenntnis der Flugstelle wahrscheinlich unentdeckt geblieben und die Art hätte für diesen Naturraum als ausgestorben gegolten.

Problematisch war außerdem das Auftreten von Scheinkorrelationen, das durch die meist extensivere Nutzung und geringere Besiedlungsdichte in höheren und kühleren Lagen (Schwäbische Alb, Schwarzwald) zustande kam. Hierdurch konnte nicht mehr sinnvoll differenziert werden, ob das Auftreten der *Erebia*-Arten primär aus klimatischen Gründen oder aus Gründen des Habitatpotentials erfolgte. Dieses Problem wurde durch die Aufweitung des im ersten Jahr gewählten Transekts und die Miteinbeziehung weiterer Naturräume gelöst. So konnten beispielsweise mit dem Tauberland oder der südlichen Oberrheinebene Bezugsräume gefunden werden, die gegenläufige Eigenschaften aufwiesen. Im Tauberland etwa herrscht ein warm-kontinentales Klima in geringer Höhenlage und bei geringer Besiedlungsdichte. Hierdurch konnten die Scheinkorrelationen umgangen und ein Auftreten der *Erebia*-Arten besser bewertet werden.

Die Bewertung der Isolation der einzelnen *Patches* der *Erebia*-Arten durch Bildung eines arithmetischen Mittels zu den drei nächstgelegenen, in unterschiedlichen Himmelsrichtungen liegenden Populationen (vgl. EICHEL & FARTMANN 2008) war problematisch. Ursächlich hierfür war die Tatsache, dass pro Messtischblatt-Quadrant nur vier *Patches* aufgesucht werden konnten. Diese Beschränkung war notwendig, um in den von den Arten dicht besiedelten Regionen (z.B. auf der Schwäbischen Alb) nicht zu viel Zeit zu verlieren und diese besser für die Suche nach Reliktpopulationen in anderen Bezugsräumen zu verwenden. Hierdurch ergaben sich für die dicht besiedelten Regionen deutlich zu hohe Werte der Isolation, die wiederum die Wichtigkeit des Faktors „Konnektivität“ im Sinne der Metapopulationstheorie minderten. Ganz gelöst werden konnte dieses Problem nicht. Es konnte nur im Text auf diesen Sachverhalt hingewiesen werden. Immerhin erkannten die komplexen statistischen Analysen den Faktor „Konnektivität“ trotzdem als wichtig.

Die weitere Beschreibung der Habitate über geographische und strukturelle Parameter lieferte in den meisten Fällen gute und eindeutige Ergebnisse. Allein bei wenigen, nur selten auftretenden Parametern (z.B. Deckungsgrade von Ameisenhaufen oder von höheren Baumschichten bei der Offenland-Art *E. medusa*) führten bereits wenige mit diesen Eigenschaften ausgestattete *Patches* zu signifikanten Unterschieden zwischen besiedelten und nicht besiedelten Habitaten, ohne dass sie eine wichtige Rolle in der Zusammensetzung der Lebensraumstruktur der jeweiligen Art spielen. In solchen Fällen wurde im Text auf die vermeintlichen Signifikanzen eingegangen.

Generell war es erst durch die detaillierte Aufnahme der habitatbeschreibenden Parameter möglich, die genauen Ansprüche der Arten an ihren Lebensraum und im speziellen an ihr Mikro- und Larvalhabitat zu erkennen. Gerade bei wenig mobilen Arten – wie Arten der Gattung *Erebia* – scheinen solche Habitataufnahmen auch ohne gezielte Präimaginalstadiensuche möglich, da sich Larval- und Imaginalhabitat zumindest teilweise überlappen.

Die mit Larven von *E. medusa* durchgeführten Überwinterungsversuche lieferten recht eindeutige Ergebnisse, jedoch mit recht deutlichen Unterschieden in den beiden Wintern der Durchführung. Problematisch war hier vor allem der Ausschluss weiterer Mortalitätsfaktoren, sodass nur noch die Überwinterungstemperaturen als solche übrig blieben. Durch die Einbringung von Grashorsten und Substrat könnten Prädatoren und Krankheitserreger (z.B. Pilze) eingeschleppt werden. Die Menge an Substrat entscheidet außerdem über die Wasserspeicherfähigkeit des Überwinterungsbehälters. Gerade die alle drei bis vier Wochen notwendige Zugabe von Wasser war nicht standardisierbar, da die Überwinterungsbehälter unterschiedliche Trockenheitszustände aufwiesen und somit die trockeneren Behälter mehr Wasser erhielten. Davon abhängig war wiederum die Verfügbarkeit von Nahrung, in diesem Fall von frischen Halmen der Wirtspflanzen (*Festuca* ssp.). Um statistisch besser absicherbare Ergebnisse zu erhalten, wäre eventuell eine weitere Standardisierung einiger Parameter (eingebrachte Substrat- und Wirtspflanzenmenge, Wasserzugabe) notwendig. Generell wird aber davon ausgegangen, dass zumindest die Szenarien der jeweiligen Winter untereinander durchaus vergleichbar sind.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass durch die Anzahl implementierter Faktoren und Parameter (Überwinterungsversuche, Verbreitungsanalysen, Habitataufnahmen, Klimadaten) ein hinreichend genaues Bild der Ansprüche der *Erebia*-Arten und der wahrscheinlichen Rückgangsursachen gezeichnet werden konnte. Auch wenn es in diesem Fall kein Schwarz und Weiß gibt, sondern

verschiedene Einflussgrößen ihren Teil zum Rückgang der Arten in unterschiedlicher Wertigkeit beitragen.

8. Literatur

- ABADIJEV, S. P. (2001): An Atlas of the Distribution of the Butterflies in Bulgaria. - Pensoft (Sofia – Moskau), 335 S.
- AISTLEITNER, E. (1999): Die Schmetterlinge Vorarlbergs, Bd. 1. - Vorarlberger Naturschau (Dornbirn), 377 S.
- ALBRE, J., GERS, C. & L. LEGAL (2008): Molecular phylogeny of the *Erebia tyndarus* (Lepidoptera, Rhopalocera, Nymphalidae, Satyrinae) species group combining CoxII and ND5 mitochondrial genes: A case study of a recent radiation. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Vol. 47, Issue 1: 196-210.
- ALTERMATT, F., FRITSCH, D., HUBER, W. & S. WHITEBREAD (2006): Die Großschmetterlings-Fauna der Region Basel. - Monografien der Entomologischen Gesellschaft Basel 2, 423 S.
- ANTHES, N., FARTMANN, T. & G. HERMANN (2003): Wie lässt sich der Rückgang des Goldenen Scheckenfalters (*Euphydryas aurinia*) in Mitteleuropa stoppen? Erkenntnisse aus populationsökologischen Studien in voralpinen Niedermoorgebieten und der Arealentwicklung in Deutschland. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* 35: 279–287.
- ANTHES, N., FARTMANN, T. & G. HERMANN (2008): The Duke of Burgundy butterfly and its dukedom: larval niche variation in *Hamearis lucina* across Central Europe. – *Journal of Insect Conservation*. 12: 3–14. DOI 10.1007/s10841-007-9084-7.
- ASHER, J., WARREN, M., FOX, R., HARDING, P., JEFFCOATE, G. & S. JEFFCOATE (2001): The millenium atlas of butterflies in Britain and Ireland. – Oxford University Press, Oxford.
- BACKHAUS, K., ERICHSON, B., PLINKE, W. & R. WEIBER (2006): Multivariate Analysemethoden: Eine anwendungsorientierte Einführung. Springer-Verlag (Berlin), 11. Aufl., 831 S:
- BADDELEY, J. A., THOMPSON, D. B. A. & J. A. LEE (1994): Regional and historical variation in the nitrogen content of *Racomitrium lanuginosum* in Britain in relation to atmospheric nitrogen deposition. - *Environmental Pollution* 84 (2), 189-196.
- BADECK, F.-W., BÖHNING-GAESE, K., CRAMER, W., IBISCH, P. L., KLOTZ, S., KREFT, S., KÜHN, I., VOHLAND, K. & U. ZANDER (2007): Schutzgebiete Deutschlands im Klimawandel – Risiken und Handlungsoptionen. – In: BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.): Natura 2000 und Klimaänderungen. – *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 46: 149–166.
- BAKKENES, M., ALKEMADE, J. M. R., IHLE, F., LEEMANS, R. & J. B. LATOUR (2002): Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. – *Global Change Biology* Vol. 8, Issue 4: 390-407.
- BALE, J. S. & S. A. L. HAYWARD (2010): Insect overwintering in a changing climate. - *Journal of Experimental Biology* 213, 980-994.
- BALMER, O. & A. ERHARDT (2000): Consequences of Succession on Extensively Grazed Grasslands for Central European Butterfly Communities: Rethinking Conservation Practices. - *Conservation Biology* 14 (3),

- BAMANN, T. (2009): Die Schmetterlinge des NSG Schaichtal (Schönbuch), Südwestdeutschland. - *Carolinea* 67, 159-169.
- BAUERFEIND, S. S., THEISEN, A. & K. FISCHER (2008): Patch occupancy in the endangered butterfly *Lycaena helle* in a fragmented landscape: effects of habitat quality, patch size and isolation. – *Journal of Insect Conservation* Vol. 13, Nr. 3: 271-277.
- BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ (2001): Verbreitungskarten der Tagfalter-Arten Bayerns. - Unveröff. Kartenmaterial.
- BEAUMONT, S. (1995): The ecology of larvae of the Scotch Argus butterfly (*Erebia aethiops*) at Arnside Knott SSSI, Cumbria. MSc thesis, Wye College, London.
- BELIN, V. (1999): Tagfalter, Widderchen und Glasflügler der Tschechischen und Slowakischen Republik. - Kabourek (Zlin), 95 S.
- BENES, J., CIZEK, O., DOVALA, J. & M. KONVICKA (2006): Intensive game keeping, coppicing and butterflies: the story of Milovicky Wood, Czech Republic. *Forest Ecology and Management* 237, 353-365.
- BERGMANN, K.-O. (1996): Oviposition, host plant choice and survival of a grass feeding butterfly, the Woodland Brown (*Lopinga achine*) (Nymphalidae: Satyrinae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 35, 9-21.
- BERGMANN, K.-O. (2001): Population dynamics and the importance of habitat management for conservation of the butterfly *Lopinga achine*. *Journal of Applied Ecology* 38, 1303-1313.
- BETZ, H. (1998): Untersuchungen zur Ausbreitungsökologie des Wolligen Reitgrases (*Calamagrostis villosa* (CHAIX.) J. F. GMEL.). - Bayreuther Forum Ökologie 59, 206 S.
- BFN (BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ) (2012): Landschaftssteckbriefe der Regionen Baden-Württembergs. Online abrufbar unter: http://www.bfn.de/0311_landschaft+M5496ae6200d.html?&cHash=e0657fa63e9455fe9c5efb8d93febd44. Zuletzt abgerufen am: 16.12.2012.
- BINK, F. A. (1986): Acid stress in *Rumex hydrolapathum* (Polygonaceae) and its influence on the phytophage *Lycaena dispar* (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Oecologia* Vol. 70, Nr. 3: 447-451.
- BINK, F. A. (1992): Ecologische Atlas van de Dagvlinders van Noordwest-Europa. – Schuyt, Haarlem.
- BINZENHÖFER, B. (2005): Habitatmodelle und Konnektivitätsanalysen bei tagaktiven Schmetterlingen. Dissertation an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, 94 S.
- BIRKS, H. J. B. (2005): Mind the gap: How open were European primeval forests? - *Trends in Ecology and Evolution* 20 (4), 154-156.
- BISCHOF, A. (1991): Tagfalter des Schanfiggs, Graubünden (Lepidoptera, Rhopalocera). - *Jber. natur. Ges.*

Graubünden 106, 89-204.

- BLAB, J. & O. KUDRNA (1982): Hilfsprogramm für Schmetterlinge. Ökologie und Schutz von Tagfaltern und Widderchen. - *Naturschutz aktuell* 6, 1-135.
- BLACKBOURN, D. (2006): Die Eroberung der Natur. Eine Geschichte der deutschen Landschaft. - Pantheon-Verlag (München), 592 S.
- BLAUSTEIN, A. R., ROOT, T. L., KIESECKER, J. M., BELDEN, L. K., OLSON, D. H. & D. M. GREEN (2002): Amphibian phenology and climate change. – *Conservation Biology* 16: 1454–1455.
- BOER, DEN P. J. (1990): Density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. - *Journal of Evolutionary Biology* 3 (1-2), 19-48.
- BOORMAN, S. A. & P. R. LEVITT (1973): Group selection on the boundary of a stable population. – *Theoretical Population Biology* 4: 85–128.
- BOURN, N. A. D. & J. A. THOMAS (1993): The ecology and conservation of the Brown Argus butterfly *Aricia agestis* in Britain. – *Biological Conservation* 63: 67–74.
- BOURN, N. A. D. & J. A. THOMAS (2002): The challenge of conserving grassland insects at the margins of their range in Europe. – *Biological Conservation* 104: 285–292.
- BRÄU, M., DOLEK, M. & C. STETTNER (2010): Habitat requirements, larval development and food preferences of the German population of the False Ringlet *Coenonympha oedippus* (FABRICIUS, 1787) (Lepidoptera: Nymphalidae) – Research on the ecological needs to develop management tools. *Oedippus* 26, 41-51.
- BRITTLINGMAIER, L. (2003): Erhalt historischer Waldnutzungsformen. In: FORSTLICHE VERSUCHS- UND FORSCHUNGSANSTALT BADEN-WÜRTTEMBERG: FVA – Einblick 7 (1), 2-3.
- BROCKMANN, E. (1989): Schutzprogramm für Tagfalter in Hessen (Papilionidae [sic] und Hesperioidea. - Unveröff. Gutachten der AG Hessischer Lepidopterologen, 900 S.
- BÜHL, A. & ZÖFEL, P. (2002): SPSS 11 – Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows. Pearson Studium (München), 757 S.
- BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (1958): Statistisches Jahrbuch über Ernährung, Landwirtschaft und Forsten der Bundesrepublik Deutschland 1957. – Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- BUNDESMINISTERIUM FÜR VERBRAUCHERSCHUTZ, ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT (2004): Statistisches Jahrbuch über Ernährung, Landwirtschaft und Forsten der Bundesrepublik Deutschland. – Landwirtschaftsverlag, Münster.
- BUND NORDRHEIN-WESTFALEN (2003): Schmetterling des Jahres 2003: Waldteufel. Online abrufbar unter: <http://www.bund-nrw-naturschutzstiftung.de/index.php?id=schmetterling2003>. Zuletzt

aufgerufen am 30.12.2012.

- BUNZEL-DRÜKE, M., DRÜKE, J. & H. VIERHAUS (1994): Quaternary Park – Überlegungen zu Wald, Mensch und Megafauna. *ABUinfo* 17/18, Heft 4/93, 1/94, 35 S.
- BUNZEL-DRÜKE, M., DRÜKE, J. & H. VIERHAUS (2001): Der Einfluss von Großherbivoren auf die Naturlandschaft Mitteleuropas. *Niederländische Naturschutzzeitschrift*, 1-9.
- BURESCH, I. & K. TULESCHKOW (1929): Die horizontale Verbreitung von Schmetterlingen (Lepidoptera) in Bulgarien. - *Mitt. naturw. Inst. Sofia* 2, 145-250.
- CDL Niedersachsen (2009): *Erebia*-Arten in Niedersachsen. Online abrufbar unter: <http://www.cdl.niedersachsen.de>. Zuletzt abgerufen am 21.11.2009.
- CHERRILL, A. J. & V. K. BROWN (1990a): The life cycle and distribution of the Wart-Biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in southern England. – *Biological Conservation* 53: 125-143.
- CHERRILL, A. J. & V. K. BROWN (1990b): The habitat requirements of adults of Wart-Biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in southern England. – *Biological Conservation* 53: 145-157.
- CHERRILL, A. J. & V. K. BROWN (1992): Ontogenetic changes in the microhabitat preferences of *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) at the edge of its range. – *Ecography* 15: 37-44.
- CHEW, F. S. (1977): Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distribution of eggs and potential foodplants. - *Evolution* 21, 568-579.
- CLARKE, R. T., THOMAS, J. A., ELMES, G. W. & M. E. HOCHBERG (1997): The effects of spatial patterns in habitat quality on community dynamics within a site. – *Proc. R. Soc. London B* 264: 347–354.
- CLARKE, S. A., WOLLEN, K., GREEN, D. G. BUTLER, I. & J. JOY (2011): *Leptidea sinapis* (Wood White butterfly) egg-laying habitat and adult dispersal studies in Herefordshire. *Journal of Insect Conservation* 15, 23-35.
- COCH, T. & M. MÜLLER-BAUERFEIND (2002): Wiederaufnahme des Mittelwaldbetriebes im Opfinger Mooswald – ein Pilotprojekt zum Traditionsbezug multifunktional verstandener Forstwirtschaft. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 34 (6): 165-170.
- CODY, M. L. & J. M. OVERTON (1996): Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. - *Journal of Ecology* 84, 53-61.
- COURTNEY, S. P. (1981): Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. III. *Anthocharis cardamines* L. survival, development and oviposition on different hostplants. - *Oecologia* 51, 81-86.
- CRICK, H. Q. P. & T. H. SPARKS (1999): Climate change related to egg-laying trends. – *Nature* 399: 423–424.
- DAVIES, Z. G., WILSON, R. J., COLES, S. & C. D. THOMAS (2006): Changing habitat associations of a thermally

constrained species, the silver-spotted skipper butterfly, in response to climate warming. – *Journal of Animal Ecology* 75: 247–256.

DEMPSTER, J. P. (1984): The natural enemies of butterflies. – *The Biology of Butterflies*, 11th Symposium of the Royal Entomological Society of London (eds R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery), pp. 97–104. Academic Press, London.

DENNIS, R. L. H. (1982): *Erebia aethiops* Esper (Satyridae) on Arnside Knott. Confidential report to Nature Conservancy Council.

DENNIS, R. L. H. (1983): Egg-laying cues in the wall brown butterfly, *Lasiommata megera* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). – *Entomologist's Gazette* 34: 89–95.

DENNIS, R. L. H. (1992): An evolutionary history of British butterflies. In: DENNIS, R. H. L. (Hrsg.): *The Ecology of Butterflies in Britain*, 217–237, Oxford University Press.

DENNIS, R. L. H. & H. T. EALES (1997): Patch occupancy in *Coenonympha tullia* (Müller, 1764) (Lepidoptera: Satyrinae): habitat quality matters as much as patch size and isolation. – *Journal of Insect Conservation* 1: 167–176.

DENNIS, R. L. H., SHREEVE, T. G. & H. VAN DYCK (2006): Habitats and resources: the need for a resource based definition to conserve butterflies. – *Biodiversity and Conservation* 15: 1943–1966.

DETHIER, V. G. (1959): Food-plant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations. – *Can. Entomol.* 91, 581–596.

DEUTSCHER WETTERDIENST (Hrsg.) (1953): *Klima-Atlas von Baden-Württemberg*, 37 S.

DIEFENBACH, G. (1990): *Freilanduntersuchungen zur Ökologie in Schneisen von Energiefreileitungen unter besonderer Berücksichtigung von Laufkäfern (Carabidae) und Tagfaltern (Rhopalocera)*. – Dissertation an der Universität Tübingen.

DIETRICH, W. (2004): Zur aktuellen Verbreitung von *Erebia ligea* (Linnaeus, 1758) und *Erebia medusa* ([Denis & Schiffermüller], 1775) im Landkreis Annaberg (LEP). – *Mitteilungen Sächsischer Entomologen* 66: 32–34.

DÖLER, H.-P. (1996): *Pflege- und Entwicklungsplan für das Naturschutzgebiet Kaltes Feld (westl. Teil, excl. Eierberg)*. – Gutachten im Auftrag der Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Stuttgart.

DOLEK, M. (2000): Der Einsatz der Beweidung in der Landschaftspflege: Untersuchungen an Tagfaltern als Zeigergruppe. – *Laufener Seminarberichte* 4: 63–77.

DOLEK, M. (2006): Die Bedeutung der Larvalökologie bei Artenschutzprojekten. – In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): *Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa*. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 68 (3/4): 271–280.

- DOLEK, M. & A. GEYER (2000): Anwendung im Naturschutz: Fang-Wiederfang-Studien in Kombination mit anderen Methoden am Apollofalter (*Parnassius apollo* L.). – *Beiträge zur Ökologie* 4 (2): 145–156.
- DOVER J & J. SETTELE (2009): The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. – *Journal of Insect Conservation* 13, 3–27.
- DUPRÈ, C., STEVENS, C. J., RANKE, T., BLEEKER, A., PEPPLER-LISBACH, C., GOWING, D.J. G., DISE, N. B., DORLAND, E., BOBBINK, R. & M. DIEKMANN (2010): Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. – *Global Change Biology* 16, 344–357.
- EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer (Stuttgart), 426 S.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (Hrsg.) (1991a): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 1, Tagfalter I. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- EBERT, G. & E. RENNWALD (Hrsg.) (1991b): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 2, Tagfalter II. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- EBERT, G., HOFMANN, A., MEINEKE, J.-U., STEINER, A. & R. TRUSCH (2005): Rote Liste der Schmetterlinge (Macrolepidoptera) Baden-Württembergs (3. Fassung). In: EBERT, G. (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. Ulmer-Verlag (Stuttgart), 110-133.
- EBERT, J. (1985): Untersuchungen über die Vogel- und Tagfalterfauna des geplanten Naturschutzgebietes „Unter Lauhern“ (Gemeinde Gönningen). – Diplomarbeit Universität Tübingen, 85 S.
- EICHEL, S. & T. FARTMANN (2008): Management of calcareous grasslands for Nickerl's fritillary (*Melitaea aurelia*) has to consider habitat requirements of the immature stages, isolation, and patch area. – *Journal of Insect Conservation* 12 (6): 677-688.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V. & W. WERNER (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – 3. Aufl, Verlag Erich Goltze (Göttingen): 262 S.
- ELLER, O. & S. FILUS (2009): Die Tagfalter im Rhein-Pfalz-Kreis. – Kreisverwaltung Rhein-Pfalz-Kreis, 42 S.
- EMMET, A. M. & J. HEATH (1989): The moths and butterflies of Great Britain and Ireland. Vol. 7, Part 1 Hesperidae – Nymphalidae The Butterflies. – Harley Books (Essex).
- EEA / EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY (2008): Impacts of Europe's changing climate – 2008 indicator based assessment. – EEA Report 4/2008, Copenhagen.
- FARTMANN, T. (2004): Die Schmetterlingsgemeinschaften der Halbtrockenrasen-Komplexe des Diemeltales. Bioökologie von Tagfaltern und Widderchen in einer alten Hudelandschaft. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 66 (1): 1–256.
- FARTMANN, T. (2005): *Hamearis lucina* prefers west-facing slopes for oviposition in calcareous grasslands in

- Germany. – In: KÜHN, E., FELDMANN, R., THOMAS, J. A. & J. SETTELE (Hrsg.): Studies on the ecology and conservation of butterflies in Europe. Vol. 1: General concepts and case studies: 12–14.
- FARTMANN, T. (2006a): Oviposition preferences, adjacency of old woodland and isolation explain distribution of the Duke of Burgundy butterfly (*Hamearis lucina*) in calcareous grasslands in central Germany. *Annales Zoologici Fennici* 43, 335–347.
- FARTMANN, T. (2006b): Welche Rolle spielen Störungen für Tagfalter und Widderchen? – In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 68 (3/4): 259–270.
- FARTMANN, T., DUDLER, H. & W. SCHULZE (2002): Zur Ausbreitung des Kleinen Sonnenröschen-Bläulings *Aricia agestis* ([Denis & Schieffermüller], 1775) in Westfalen (Lep., Lycaenidae) – eine erste Übersicht. – *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft westfälischer Entomologen* 18 (2): 41–46.
- FARTMANN, T. & G. HERMANN (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa – von den Anfängen bis heute. – In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 68 (3/4): 1–361.
- FARTMANN, T. & H. MATTES (2003): Störungen als ökologischer Schlüsselfaktor beim Koma-Dickkopffalter (*Hesperia comma*). – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 65 (1/2): 131–148.
- FARTMANN, T., MÜLLER, C. & D. PONIATOWSKI (2013): Effects of coppicing on butterfly communities of woodlands. – *Biological Conservation* 159, 396–404.
- FASEL, P. (1984): Faunistisch-ökologisches Gutachten für das Naturschutzgebiet „Hörbacher Viehweide“. – Unveröff. Gutachten im Auftrag des Bundesamt für Naturschutz.
- FEEST, A. & C. VAN SWAAY (2012): Butterflies and nitrogen: The Netherlands experience. – Präsentation online abrufbar unter: <http://www.futureofbutterflies.nl/?id=289>. Zuletzt aufgerufen am 05.01.2013.
- FISCHER, K., BEINLICH, B. & H. PLACHTER (1999): Population structure, mobility and habitat preferences of the Violet Copper *Lycaena helle* (Lepidoptera, Lycaenidae) in Western Germany: Implications for Conservation. – *Journal of Insect Conservation*, Vol. 3, Nr. 1: 43–52.
- FLEISHMAN, E., RAY, C., SJÖRGEN-GULVE, P., BOGGS, C. L. & D. D. MURPHY (2002): Assessing the roles of patch quality, area and isolation in predicting metapopulation dynamics. – *Conservation biology* 16 (3), 1–11.
- FÖRSCHLER, M., BENSE, U., BERTHOLD, P., DIETZ, C., DOCZKAL, D., DORKA, U., EBEL, C., HESSNER, W., HÖFER, H., HÖLZER, A., KÖPPEL, C., KOLB, A., LAUFER, H., LIESER, M., MARX, J., MEINEKE, J.-U., MÜNCH, W., MURMANN-KRISTEN, L., RENNWALD, E., RÖMPP, I., ROTH, K., SCHANOWSKI, A., SCHEKLE, E., SCHIEL, F.-J., SCHLUND, W., SCHROTH, K.-E., SPÄTH, V., STADER, P., STEINER, A., STÜBNER, S., TURNI, H., WALDENPUHL, T., WOLF, T., ZIEGLER, J. & P. ZIMMERMANN (2012): Ökologisches Potential eines möglichen Nationalparks im Nordschwarzwald – Chancen in

- Prozessschutz-, Entwicklungs- und Managementzonen aus naturschutzfachlicher Sicht. NuL 44 (9), 273-281.
- FRANCO, A. M. A., HILL, J. K., KITSCHKE, C., COLLINGHAM, Y. C., ROY, D. B., FOX, R., HUNTLEY, B. & C. D. THOMAS (2006): Impacts of climate warming and habitat loss on extinctions at species' low-latitude range boundaries. – *Glob. Change Biol.* 12: 1545–1553.
- FRASER, J. & G. MITCHELL (2005): How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *Journal of Ecology* 93, 168-177.
- FRED, M. S. & J. E. BROMMER (2003): Influence of habitat quality and patch size on occupancy and persistence in two populations of the Apollo butterfly (*Parnassius apollo*). – *Journal of Insect Conservation* 7, 85-98.
- FREESE, A., BENES, J., BOLZ, R., CIZEK, O., DOLEK, M., GEYER, A., GROS, P., KONVICKA, M., LIEGL, A. & C. STETTNER (2006): Habitat use of the endangered butterfly *Euphydryas maturna* and forestry in Central Europe. – *Animal Conservation*, 9, 88–397.
- FRITZ, K., LEHNERT, M. & P. SOWIG (2007): Kreuzotter (*Vipera berus*) (Linnaeus, 1758). In: LAUFER, H., FRITZ, K. & P. SOWIG (Hrsg.) (2007): Die Reptilien und Amphibien Baden-Württembergs. – Ulmer-Verlag (Stuttgart), 709-732.
- GÄRTNER, S. (2004): Auswirkungen des Waldumbaus auf die Vegetation im Südschwarzwald. – *Freiburger Forstliche Forschung* 26, 233 S.
- GARCÍA-BARROS, E. (1988): Delayed ovarian maturation in the butterfly *Hipparchia semele* as a possible response to summer drought. – *Ecological Entomology*, Vol. 12, Issue 4: 391-398.
- GARCÍA-BARROS, E. (2000): Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionidea, Hesperioidea). – *Biological Journal of the Linnean Society*, 70: 251-284.
- GARCÍA-BARROS, E. & T. FARTMANN (2009): Butterfly oviposition: sites, behaviour and modes. In: SETTELE, J., SHREEVE, T. G., KONVICKA, M. & H. VAN DYCK (Hrsg.): Ecology of butterflies in Europe. Cambridge University Press (Cambridge), 29-42.
- GATTER, W. (2000): Vogelzug und Vogelbestände in Mitteleuropa. 30 Jahre Beobachtung des Tagzugs am Randecker Maar. – Aula Verlag, Wiebelsheim.
- GEISER, R. (1992): Auch ohne *Homo sapiens* wäre Mitteleuropa von Natur aus eine halboffene Weidelandschaft. – *Laufener Seminararbeit*. 2/92, 22-34.
- GELBRECHT, J., RICHERT, A. & H. WEGENER (1995): Biotopansprüche ausgewählter vom Aussterben bedrohter oder verschollener Schmetterlingsarten der Mark Brandenburg (Lep.). – *Ent. Nachr. Ber.* 39, 183-203.

- GOFFART, P., MCCARTHY, T. & J. RENAULT (1999): Perspectives de conservation des Moirés fascié et tardif (*Erebia ligea* et *Erebia aethiops*, Lepidoptera, Satyridae) en Wallonie: une illustration de l'importance des écotones. - *Les Cahiers des Réserves Naturelles RNOB* 13, 51-60.
- GOLDSCHALT, M. (1998): Beeinträchtigungen der Schmetterlingsfauna durch die Bundesautobahn A96. Bestandsaufnahmen im Trassenbereich zwischen Wangen-Beutelsau und Kißlegg-Sigrazhofen. - *AG Naturschutz Wangen i. A.*, Mitteilungen 5, 79-103.
- GONSETH, Y. (1987): Verbreitungsatlas der Tagfalter der Schweiz (Lepidoptera, Rhopalocera). - *Documenta Faunistica Helvetiae* (Neuchatel), 242 S.
- GRIME, J. P. (2001): Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. – Chichester, Wiley.
- GROSSMUELLER, D. W. & R. C. LEDERHOUSE (1985): Oviposition site selection: An aid to rapid growth and development in the tiger swallowtail butterfly, *Papilio glaucus*. - *Oecologia* (Berl.) 66, 68-73.
- GUHL, K. (1984): Die Schmetterlinge im geplanten NSG „Ruschweiler und Volzer See“, Zulassungsarbeit Universität Tübingen, 67 S.
- HÄRDTE, W., EWALD, J. & N. HÖLZEL (2004): Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge. - Ulmer-Verlag (Stuttgart), 252 S.
- HALM, H. (1985): Tagfalter. In: MARGRAF, J. (Hrsg.): Schaichtal – Lebensraum Bachaue. - Ökologie aktuell 2, Josef-Margraf-Verlag (Stuttgart), 182-195.
- HANSKI, I. (1998): Metapopulation dynamics. – *Nature* 396: 41–49.
- HANSKI, I. (Hrsg.) (1999): Metapopulation ecology. – Oxford University Press, Oxford.
- HANSKI, I. & M. GILPIN (Hrsg.) (1997): Metapopulation biology: Ecology, genetics and evolution. – Academic Press, London.
- HANSKI, I. & C. D. THOMAS (1994): Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. – *Biological Conservation* 68: 167-180.
- HARCOURT, D. G. (1966): Major factors in survival of the immature stages of *Pieris rapae* (L.). - *The Canadian Entomologist*, 98, 653–662.
- HASSALL, C., THOMPSON, D. J., FRENCH, G. C. & I. F. HARVEY (2007): Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. – *Glob. Change Biol.* 13: 933–941.
- HEATH, J., POLLARD, E. & J. A. THOMAS (1984): Atlas of butterflies in Britain and Ireland. - Viking, Harmondsworth, UK.
- HEIN, D. (1985): Die Großschmetterlingsfauna der Gemarkung Schönaich, Baden-Württemberg. - *Entomologische Zeitschrift* 95 (15), 209-215.
- HEINO, M. & I. HANSKI (2001): Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model. -

Am. Nat. 157, 495-511.

- HEINRICH, C. (1994): Urwälder von morgen – Eine NABU-Konzeption zur Ausweisung großflächiger Waldschutzgebiete. *Naturschutz heute* 3/94, 6-9.
- HEISS, G. (1994): Naturschutz und Forstwirtschaft im europäischen Wald. - Bericht WWF Österreich 1-48.
- HERMANN, G. & R. STEINER (1997): Eiablage- und Larvalhabitat des Koma-Dickkopffalters (*Hesperia comma* Linné 1758) in Baden-Württemberg. *Carolinea* 55, 35-42.
- HERMANN, G. & R. STEINER (1998): Eiablagehabitat und Verbreitung des Violetten Feuerfalters (*Lycaena alciphron*) in Baden-Württemberg (Lepidoptera, Lycaenidae). – *Carolinea* 56: 99–102.
- HERRMANN, M. (2009): Habitatnutzung des Waldteufels (*Erebia aethiops*) am Immenberg, Thurgau und daraus resultierende Hinweise zur Gebietspflege. - Unveröff. Feldstudie des Büros für angewandte Tierökologie und Botanik (Konstanz), 16 S.
- HICKLING R., ROY, D. B., HILL, J. K., FOX, R. & C. D. THOMAS (2006): The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. – *Glob. Change Biol.* 12: 450–455.
- HILL, J. K., THOMAS, C. D. & B. HUNTLEY (1999): Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin. – *Proc. R. Soc. London B* 266: 1197–1206.
- HILL, J. K., COLLINGHAM, Y. C., THOMAS, C. D., BLAKELEY, D. S., FOX, R., MOSS, D. & B. HUNTLEY (2001): Impacts of landscape structure on butterfly range expansion. – *Ecology Letters* 4: 313–321.
- HILL, J. K., THOMAS, C. D., FOX, R., TELFER, M. G., WILLIS, S. G., ASHER, J. & B. HUNTLEY (2002): Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 2163–2171.
- HOFMANN, A. (2005): Gelbringfalter (*Lopinga achine*). In: EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer (Stuttgart), 103-104.
- HOSMER, D. W. & S. LEMESHOW (2000): Applied Logistic Regression. - Wiley (New York).
- HUEMER, P. (2004): Die Tagfalter Südtirols. - Folio (Wien), 232 S.
- HUGHES, J. B. (2000): The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. – *Oecologia*, Vol. 123, Nr. 3, Berlin & Heidelberg (Springer-Verlag), 375-383.
- IPCC / INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (2007): Climate Change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. – Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- IRWIN, J. T. & E. L. RICHARD JR. (2003): Cold winter microenvironments conserve energy and improve overwintering survival and potential fecundity of the goldenrod gall fly, *Eurosta solidaginis*. - *Oikos* 100 (1), 71-78.

- JENTSCH, A., KREYLING, J. & C. BEIERKUHNLEIN (2007): A new generation of climate-change experiments: events, no trends. - *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 365-374.
- JESSEL, B. (2008): Zukunftsaufgabe Klimawandel – der Beitrag der Landschaftsplanung. – *Natur und Landschaft* 83: 311–317.
- JOHANN, E. (1992): Forstwirtschaft im Gegensatz zu Naturschutz? - *Österr. Forst Z. Wien* 103/12: 15-18.
- KHAROUBA, H. M., ALGAR, A. C. & J. T. KERR (2009): Historically calibrated predictions of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment. – *Ecology* 90: 2213-2222.
- KINDVALL, O. (1996): Habitat heterogeneity and survival in a bush cricket metapopulation. – *Ecology* 77: 207–214.
- KINKLER, H. (2005): Restvorkommen der Mohrenfalterart Waldteufel *Erebia aethiops* (Esper, 1777) (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae) in der Eifel dank Pflegemaßnahmen gerettet. - *Entomologie heute* 17, 205.
- KIRKLAND, P. (2005): The Scotch Argus. - *Butterfly (Magazin of Butterfly Conservation)* 89, 23-25.
- KIRKLAND, P. (2012): The enigmatic *Erebia* – the Scotch Argus in Britain. - *British Wildlife* 23 (3), 179-185.
- KLAMIS (2009): *Erebia medusa* in Hessen. Online abrufbar unter: <http://www.moro-klamis.de>. Zuletzt abgerufen am 22.11.2009.
- KLAUS, S. (2008): Raufußhühner im wilden Wald. - *Nationalpark* 142, 11-15.
- KLAUSNITZER, B. & R. REINHARDT (Hrsg.) (2006): Beiträge zur Insektenfauna Sachsens. Band 3/3. - Mitteilungen Sächsischer Entomologen, Supplement 4, 1-86.
- KLEIN, E. & H. JACOBY (1999): Jahresbericht 1999 über das Natur- und Landschaftsschutzgebiet "Wollmatinger Ried – Untersee – Gnadensee" (Deutschland). - Online abrufbar unter: www.nabu-wollmatingerried.de/PDF_Dateien/IBKURZ99.pdf. Zuletzt aufgerufen am 28.12.12.
- KONOLD, P. (1996): Naturlandschaft, Kulturlandschaft – Die Veränderungen der Landschaften nach der Nutzbarmachung durch den Menschen. - *Ecomed (Landsberg)*.
- KONVICKA, M., MARADOVA, M., BENES, J., FRIC, Z. & P. KEPKA (2003): Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. – *Global Ecology & Biogeography* 12: 403–410.
- KONVICKA, M., NOVAK, J., BENES, J., FRIC, Z., BRADLEY, J., KEIL, P., HRCEK, J., CHOBOT, J. & P. MARHOUL (2008): The last population of the Woodland Brown butterfly (*Lopinga achine*) in the Czech Republic: habitat use, demography and site management. *Journal of Insect Conservation* 12, 549-560.
- KOSCHUH, A., SAVAS, V. & J. GEPP (2005): Winter-Eifunde von Zipfelfalterarten (Lepidoptera: Lycaenidae) in Graz und Umland (Steiermark, Österreich) – Konsequenzen für den Naturschutz. – *Naturschutz*

und Landschaftsplanung 37 (2): 46–53.

- KRÄMER, B., PONIATOWSKI, D. & T. FARTMANN (2012): Effects of landscape and habitat quality on butterfly communities in pre-alpine calcareous grasslands. - *Biological Conservation* 152, 253-261.
- KRAUS, W. (1993): Verzeichnis der Großschmetterlinge (Insecta: Lepidoptera) der Pfalz. - *Pollichia-Buch* 27, 1-618.
- KUDRNA, O. (2002): The Distribution Atlas of European Butterflies. - *Oedippus* (Schweinfurt), 344 S.
- KULLEN, S. (1989): Baden-Württemberg. 3. Aufl., Klett-Verlag (Stuttgart), 312 S.
- LAND SACHSEN-ANHALT (2009): *Erebia ligea* auf ehemaligen Truppenübungsplätzen und in Bergbaufolgegesellschaften in Sachsen-Anhalt. - Online abrufbar unter: <http://www.sachsen-anhalt.de>. Zuletzt aufgerufen am 23.11.2009.
- LAFRANCHIS, T. (2000): Les Papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles. - *Mèze* (Collection Parthénope), 448 S.
- LARSSON, S. & B. EKBOM (1995): Oviposition mistakes in herbivorous insects: confusion or a step towards a new host plant? - *Oikos* 72, 155-160.
- LATTIN, DE G., JÖST, H. & R. HEUSER (1957): Die Lepidopteren-Fauna der Pfalz. 1. Teil: Die Tagfalter der Pfalz. - *Mitteilungen der Pollichia* III, Bd. 4.
- LEATHER S. R., WALTERS, K. F. A. & J. S. BALE (Hrsg.) (1996): The Ecology of Insect Overwintering. - Cambridge University Press, 268 S.
- LEOPOLD, P. (2006): Die Larvalökologie des Waldteufels (*Erebia aethiops*) in Nordrhein-Westfalen und deren Bedeutung für den Erhalt der Art. - In: FARTMANN, T & G. HERMANN (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde*. Heft 68 (3/4): 61-82.
- LEVINS, R. (1970): Extinction. – In: GESTERNHABER, M. (Hrsg.): Some Mathematical Problems in Biology. – American Mathematical Society, Providence, Rhode Island: 77–107.
- LEYER, I. & K. WESCHE (2007): Multivariate Statistik in der Ökologie. Springer-Verlag, 221 S.
- LIEBHEIT, K. & W. SCHÄFER (1979): Eine geschützte Waldwiese im Mahdenbachtal südlich von Stuttgart-Rohr, ihre Vegetation und Makrolepidopteren-Fauna. - *Veröffentlichungen der Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg* 49/50, 455-484.
- LITT, T. (2000): Waldland Mitteleuropa. Die Megaherbivorentheorie aus paläobotanischer Sicht. In: BAYERISCHE LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT (Hrsg.): Großtiere als Landschaftsgestalter. 50-57-
- LUBW (Hrsg.) (2006): Klimaatlas Baden-Württemberg. CD-ROM.
- LUBW (Hrsg.) (2010): Naturräume Baden-Württembergs. 74 S. Online abrufbar unter:

<http://www.lubw.baden-wuerttemberg.de>. Zuletzt aufgerufen am 02.12.2012.

LUBW (Hrsg.) (2012): Kartenservice und Habitatkartierung auf Basis der § 32-Biotopenliste. Online abrufbar unter: http://brsweb.lubw.baden-wuerttemberg.de/brs-web/index.xhtml?AUTO_ANONYMOUS_LOGIN. Zuletzt aufgerufen am 14.10.2012.

MAIL, G. A. (1930): Winter soil temperatures and their relation to subterranean insect survival. - *Journal of agricultural research*, Vol. 41 (8) (Washington D. C.), 571-592.

MALCOLM, J. R., MARKHAM, A., NELSON, R. P. & M. GARACI (2002): Estimated migration rates under scenarios of global climatic change. *Journal of Biogeography*, Vol. 29: 835-849.

MARSHALL, K. E. & B. J. SINCLAIR (2012): Threshold temperatures mediate the impact of reduced snow cover on overwintering freeze-tolerant caterpillars. - *Naturwissenschaften* 99 (1), 33-41.

MAURER, J. (1994): Untersuchung der Tagfalter am Schönbuchrand zwischen Tübingen und Breitenholz. - Auftragsarbeit der Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Tübingen (unveröff.), 60 S.

MEIER, M. (2005): Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*). In: EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer (Stuttgart), 101-103.

MEINEKE, J.-U. (1982): Die Großschmetterlinge (Macrolepidoptera) der Verlandungsmoore des württembergischen Alpenvorlandes: Faunistisch-ökologische Untersuchungen im Komplex Niedermoor, Übergangsmoor, Hochmoor. - Dissertation an der Universität Tübingen, 494 S.

MÜHLENBERG, M. (Hrsg.) (1989): Freilandökologie. Quelle & Meyer (Heidelberg), 2. Aufl., 430 S.

MÜLLER, J., NOSS, R. F., BUSSLER, H. & R. BRANDL (2010): Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. - *Biological Conservation* 143, 2559-2569.

NEWBOLD T., GILBERT F., ZALAT S., EL-GABBAS A. & T. READER (2009): Climate-based models of spatial patterns of species richness in Egypt's butterfly and mammal fauna. – *Journal of Biogeography*, doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02140.x.

OCHSE, M. & F. ROSENBAUER (2004): Die “Großschmetterlinge” des westlichen Unterfrankens: Tagfalter, “Spinner & Schwärmer” (Lepidoptera, “Macrolepidoptera”). - *Beitr. Bayer. Ent.* 6, 271 S.

PALLMANN, H., EICHENBERGER, E. & A. HASLER (1940): Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen oder bodenkundlichen Untersuchungen. - *Ber. Schweizerische Bot. Ges.* 50, 337-362.

PARMESAN, C., RYRHOLOM, N., STEFANESCU, C., HILL, J. K., THOMAS, C. D., DESCIMON, H., HUNTLEY, B., KAILA, L., KULLBERG, J., TAMMARU, T., TENNENT, W. J., THOMAS, J. A. & M. WARREN (1999): Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. – *Nature* 399: 579–583.

PARMESAN, C. & G. YOHE (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural

systems. – *Nature* 421: 37–42.

- PAULER, R., KAULE, G., VERHAAGH, M. & J. SETTELE (1995): Untersuchungen zur Autökologie des Schwarzgefleckten Ameisen-Bläulings *Maculinea arion* (LINNAEUS 1758) (Lepidoptera: Lycaenidae), in Südwestdeutschland. – Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo N. F. 16 (2/3), 147–186.
- PEARCE-HIGGINS, J. W., YALDEN, D. W. & M. J. WHITTINGHAM (2005): Warmer springs advance the breeding phenology of golden plovers *Pluvialis apricaria* and their prey (Tipulidae). – *Oecologia* 143: 470–476.
- PEÑUELAS, J. & I. FILELLA (2001): Phenology: Responses to a warming world. – *Science* Vol. 294, no. 5543, 793–795.
- PETERMANN, J., BALZER, S., ELLWANGER, G., SCHRÖDER, E. & A. SSYMANK (2007): Klimawandel – Herausforderung für das europaweite Schutzgebietssystem Natura 2000. – In: BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (Hrsg.): Natura 2000 und Klimaänderungen. – *Naturschutz und Biologische Vielfalt* 46: 127–148.
- PETERSEN, B. (1954): Egg-laying and habitat selection in some *Pieris* species. – *Entomologisk Tidskrift* 75: 194–203.
- PHILIPS, S. J., DUDIK, M. & R. E. SCHAPIRE (2004): A maximum entropy approach to species distribution modelling. – *ACM International Conference Proceeding Series*, Vol. 69: 83.
- PHILIPS, S. J., ANDERSON, R. P. & R. E. SCHAPIRE (2006): Maximum entropy modelling of species geographic distributions. – *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- PORTER, K. (1992): Eggs and egg-laying. – In: DENNIS, R. L. H. (Hrsg.): The ecology of butterflies in Britain. – Oxford University Press, Oxford: 46–72.
- POTT, R. (1988): Entstehung von Vegetationstypen und Pflanzengesellschaften unter dem Einfluss des Menschen. – *Düsseldorfer Geobotanisches Kolloquium* 5: 27–54.
- POTT, R. (1997): Von der Urlandschaft zur Kulturlandschaft – Entwicklung und Gestaltung europäischer Kulturlandschaften durch den Menschen. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 27, 5–26.
- PRETSCHER, P. (1998): Rote Liste der Großschmetterlinge (Macrolepidoptera). – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 55: 87–111.
- PULLIN, A. S. (1986): Influence of the food plant, *Urtica dioica*, on larvae development, feeding efficiency, and voltinism of a specialist insect, *Inachis io*. – *Holarctic ecology* 9: 72–78.
- PULLIN, A. S. (1995): Ecology and Conservation of Butterflies. – Chapman & Hall, London.
- RADCHUCK, V., TURLURE, C. & N. SHTICKZELLE (2013): Each life stage matters: the importance of assessing the response to climate change over the complete life cycle in butterflies. – *Journal of Animal Ecology*. Vol. 82 (1), 275–285.

- RAVENSCHROFT, N. O. M. & M. R. Young (1996): Habitat specificity, restricted range and metapopulation persistence of the slender scotch burnet moth *Zygaena loti* in western Scotland. – *Journal of Applied Ecology* 33: 993–1000.
- RÄISÄNEN, J., HANSSON, U., ULLERSTIG, A., DÖSCHER, R., GRAHAM, L. P., JONES, C., MEIER, H. E. M., SAMUELSSON, P. & U. WILLÉN (2004): European climate in the late twenty-first century: regional simulations with two driving global models and two forcing scenarios. – *Climate Dynamics* Vol. 22, Nr.1 Berlin & Heidelberg (Springer-Verlag), 13-31.
- REICHL, E. R. (1992): Verbreitungsatlas der Tierwelt Österreichs. Band 1, Lepidoptera-Diurna, Tagfalter. - Eigenverlag Forschungsinstitut für Umweltinformatik Linz.
- REINHARDT, R., SBIESCHNE, H., SETTELE, J., FISCHER, U. & G. FIEDLER (2007): Tagfalter von Sachsen. - In: KLAUSNITZER, B. & R. REINHARDT (Hrsg.): Beiträge zur Insektenfauna Sachsens, Band 6. - Entomologische Nachrichten und Berichte, Beiheft 11, 696 + 48 S.
- RETZLAFF, H. & H. KINKLER (2004): Die Verbreitung von *Erebia aethiops* (Esper, 1777) in Nordrhein-Westfalen und ihre lokalen Vorkommen in den lichten und thermophilen Kiefernbeständen der Kalklandschaften (Lep., Nymphalidae). - *Melanargia* 16 (2), 45-68.
- ROLAND, J. & S. F. MATTER (2013): Variability in winter climate and winter extremes reduces population growth of an alpine butterfly. - *Ecology* 94 (1), 190-199.
- ROY, D. B. & T. H. SPARKS (2000): Phenology of British butterflies and climate change. – *Global Change Biology* 6: 407–416.
- ROY, D.B. & J. A. THOMAS (2003): Seasonal variation in the niche, habitat availability and population fluctuations of a bivoltine thermophilous insect near its range margin. – *Oecologia* 134: 439–444.
- ROZSYPAL, J., KOSTAL, V., ZAHRADNICKOVA & P. SIMEK (2013): Overwintering Strategies and Mechanisms of Cold Tolerance in the Codling Moth (*Cydia pomonella*). - *PloS ONE* 8 (4), e:61745.
- RUDMANN, A. & T. WOLF (2007): Bannwald "Altspöck". In: FORSTLICHE VERSUCHS- UND FORSCHUNGSANSTALT BADEN-WÜRTTEMBERG (Hrsg.): Waldschutzgebiete Baden-Württemberg Band 12, 157-158.
- SAGE, W. (2007): Überraschung beim GEO-Tag der Artenvielfalt 2007 in Bad Füssing: Östlicher Resedafalter *Pontia edusa* (Fabricius, 1777) und Kurzschwänziger Bläuling *Cupido argiades* (Pallas, 1771) neu für den "Unteren Inn". *Mitt. Zool. Ges. Braunau/Austria* Bd. 9, Nr. 3: 189-197.
- SALA, O. E., CHAPIN III, F. S., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L. F., JACKSON, R. B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D. M., MOONEY, H. A., OESTERHELD, M., LEROY POFF, N., SYKES, M. T., WALKER, B. H., WALKER, M. & D. H. WALL (2000): Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. – *Science* 287: 1770– 1774.
- SBN (SCHWEIZERISCHER BUND FÜR NATURSCHUTZ) (Hrsg.) (1987): Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten – Gefährdung – Schutz. - XI + 516 S. Egg/ZH (Fotorotar AG).

- SCHADT, S. A. (2002): Szenarien für eine lebensfähige Luchspopulation in Deutschland. Dissertation an der TU München.
- SCHÄFER, W. (1980): Die Großschmetterlinge von Stuttgart und der näheren Umgebung. - *Mitteilungen des entomologischen Vereins Stuttgart* 15, 17-178.
- SCHERZINGER, W. (2006): Reaktionen der Vogelwelt auf den großflächigen Bestandszusammenbruch des montanen Nadelwaldes im Inneren bayerischen Wald. - *Vogelwelt* 127, 209-263.
- SCHMITT, T. (1993): Biotopansprüche von *Erebia medusa brigonna* Fruhstorfer, 1917 (Rundaugen-Mohrenfalter) im Nordsaarland. - *Atalanta* 24, 33-56.
- SCHMITT, T. (2002a): Stirbt der Rundaugen-Mohrenfalter *Erebia medusa* (Lepidoptera, Satyridae) regional aus? Ökologische und populationsgenetische Hinweise – Natur und Kulturlandschaft (Jena), Band 5, 177-184.
- SCHMITT, T. (2002b): The Biology of *Erebia medusa* ([Denis & Schiffermüller], 1775) in Central Europe (Lepidoptera). - *Acta Biologica Debrecina* 24: 113-129.
- SCHMITT, T., VARGA, Z. & A. SEITZ (2000): Forests as dispersal barriers for *Erebia medusa* (Nymphalidae, Lepidoptera). - *Basic Appl. Ecol.* 1, 53-59.
- SCHRÖDER, B. (2000): Zwischen Naturschutz und theoretischer Ökologie: Modelle zur Habitateignung und räumlicher Populationsdynamik für Heuschrecken im Niedermoor. - Landschaftsökologie und Umweltforschung 35, Dissertation an der TU Braunschweig.
- SCHTICKZELLE, N. & M. BAGUETTE (2004): Metapopulation viability analysis of the bog fritillary butterfly using RAMAS/GIS. *Oikos*, 104, 277–290.
- SCHTICKZELLE, N., MENNECHEZ, G. & M. BAGUETTE (2006): Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly. - *Ecology* 87, 1057-1065.
- SCHULTE, T., ELLER, O., NIEHUIS, M. & E. RENNWALD (Hrsg.) (2007): Die Tagfalter der Pfalz, Band 2. - Gesellschaft für Naturschutz und Ornithologie Rheinland-Pfalz, 1. Aufl., 340 S.
- SCHWEIZERISCHER FORSTVEREIN (2004): Naturnaher Waldbau als gesetzlich verankerter Standard für die Waldbewirtschaftung. - *Schweiz. Z. Forstwes.* 155 (12), 555-557.
- SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & A. WÖRZ (1998): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. – Stuttgart (Hohenheim), Ulmer Verlag.
- SETTELE, J., FELDMANN, R., & R. REINHARDT (Hrsg.) (1999): Die Tagfalter Deutschlands – Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- SETTELE, J., STEINER, R., REINHARDT, R. & R. FELDMANN (2005): Schmetterlinge. Die Tagfalter Deutschlands. – Stuttgart (Ulmer Verlag), 256 S.

- SETTELE, J., KUDRNA, O., HAPKE, A., KUEHN, I., VAN SWAAY, C., VEROVNIK, R., WARREN, M., WIEMERS, M., HANSPACH, J., HICKLER, T., KUEHN, E., VAN HALDER, I., VELING, K., Vliegenthart, A., WYNHOFF, I., & O. SCHWEIGER (2008): Climatic Risk Atlas of European Butterflies. – Biorisk 1 (Special Issue). Pensoft Publishers, Sofia.
- SETTELE, J., STEINER, R., REINHARDT, R., FELDMANN, R. & G. HERMANN (2009): Schmetterlinge. Die Tagfalter Deutschlands. – 2. aktualisierte Auflage. Stuttgart (Ulmer-Verlag), 256 S.
- SHREEVE, T. G. (1986): Egg-laying in the speckled wood butterfly (*P. aegeria*): the role of female behaviour host plant abundance and temperature. – *Ecological Entomology* 11: 229–236.
- SLAMOVA, I., KLECKA, J. & M. KONVICKA (2011): Diurnal behavior and habitat preferences of *Erebia aethiops*, an aberrant lowland species of a mountain butterfly clade. *Journal of Insect Behavior* 24, 230-246.
- SLAMOVA, I., KLECKA, J. & M. KONVICKA (2013): Woodland and grassland mosaic from a butterfly perspective: habitat use by *Erebia aethiops* (Lepidoptera: Satyridae). *Insect Conservation and Diversity*, 1-12.
- SONDEREGGER, P. (2005): Die Erebien der Schweiz (Lepidoptera, Satyrinae, Genus *Erebia*). - Brugg bei Biel (Verlag: Peter Sonderegger) 712 S.
- SORVARI J., HAATANEN, M.-K. & S.-R. VESTERLUND (2011): Combined effects of overwintering temperature and habitat degradation on the survival of the boreal wood ant. - *Journal of Insect Conservation* 15 (5), 727-731.
- SPEIER, M. (1994): Vegetationskundliche und paläo-ökologische Untersuchungen zur Rekonstruktion prähistorischer und historischer Landnutzungen im südlichen Rothaargebirge. - *Abhandlungen des Westfälischen Museums für Naturkunde* 56: 1-174.
- SPITZER, L., KONVICKA, M., BENES, J., TROPEK, R., TUF, I. H. & J. TUFOVA (2008): Does enclosure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates? Effects of coppicing and high deer densities. *Biological Conservation* 141, 827-837.
- STAMM, K. (1981): Prodrum der Lepidopteren-Fauna der Rheinlande und Westfalens. - Selbstverlag, Solingen.
- STEFANESCU, C., PEÑUELAS, J. & I. FILELLA (2003): Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. – *Global Change Ecology* 9: 1494-1506.
- STEFANESCU, C., PEÑUELAS, J. & I. FILELLA (2005): Butterflies highlight the conservation value of hay meadows highly threatened by land-use changes in a protected Mediterranean area. - *Biological Conservation* 126, 234-246.
- STETTNER, C., BRÄU, M., GROS, P. & O. WANNINGER (2007): Die Tagfalter Bayerns und Österreichs. - Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, 2. Aufl., 248 S.
- STEBING, L. & A. FANGMEIER (1992): Pflanzenökologisches Praktikum: Gelände- und Laborpraktikum der terrestrischen Pflanzenökologie. Verlag Eugen Ulmer (Stuttgart), 205 S.

- STEVENS, C. J., DUPRÉ, C., DORLAND, E., GAUDNIK, C., GOWING, D. J. G., BLEEKER, A., DIEKMANN, M., ALARD, D., BOBBINK, R., FOWLER, D., CORCKET, E., MOUNTFORD, J. O., VANDVIK, V., AARRESTAD, P. A., MULLER, S. & N. B. DISE (2010): Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. - *Environmental Pollution* 158 (9), 2940-2945.
- SUCHOMEL, C. & W. KONOLD (2008): Niederwald als Energiequelle – Chancen und Grenzen aus Sicht des Naturschutzes. - *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg i. Br.* 98, 61-120.
- THOMAS, C. D., BODSWORTH, E. J., WILSON, R. J., SIMMONS, A. D., DAVIES, Z. G., MUSCHE, M. & L. CONRADT (2001): Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. – *Nature* 411: 577–581.
- THOMAS, J. A. (1980): Why did the Large Blue become extinct in Britain? - *Oryx* 15, 243-247.
- THOMAS, J. A. (1983): The ecology and conservation of *Lysandra bellargus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Britain. – *Journal of Applied Ecology* 20: 59-83.
- THOMAS, J. A. (1989): The history, decline and re-establishment of the Large Blue butterfly in Devon. - *Nature in Devon* 10, 34-43.
- THOMAS, J. A. (1992): Butterflies of the British Isles. Hamlyn, London.
- THOMAS, J. A. (1993): Holocene climate change and warm man-made refugia may explain why a sixth of British butterflies inhabit innatural early-successional habitats. – *Ecography* 16: 278–284.
- THOMAS, J. A. (1995): The ecology and conservation of *Maculinea arion* and other European species of Large Blue butterfly. In: PULLIN, A. S. (Hrsg.): Ecology and Conservation of Butterflies. - Chapman & Hall (London), 180-197.
- THOMAS, J. A. (1996): Datasheet on *Maculinea arion*. In: HELSDINGEN, P. J., VAN, L. WILLEMSE & M. C. D. SPEIGHT (Hrsg.): Background information on invertebrates of the Habitats Directive and the Bern Convention, Part 1: 157-163. - Council of Europe (Strasbourg).
- THOMAS, J. A., BOURN, N. A. D., CLARKE, R. T., STEWART, K. E., SIMCOX, D. J., PEARMAN, G. S., CURTIS, R. & B. GOODGER (2001): The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. – *Proc. R. Soc. London B* 268: 1791-1796.
- THOMAS, J. A. & R. LEWINGTON (1991): The butterflies of Britain and Ireland. *Dorling Kindersley*, London.
- THOMAS, J. A. & M. G. MORRIS (1994): Patterns, mechanisms and rates of extinction among invertebrates in the United Kingdom. – *Phil. Trans. R. Soc. London B* 344: 47–54.
- THOMAS, J. A., MOSS, D. & E. POLLARD (1994): Increased fluctuations by butterfly populations towards their northern limitis of species' ranges. *Ecography* 17, 215-220.
- THOMAS, J. A., ROSE, R. J., CLARKE, R. T., THOMAS, C. D. & N. R. WEBB (1999): Intraspecific variation in habitat availability among ectothermic animals near their climatic limits and their centres of range. – *Funct. Ecol.* 13 (Suppl. 1), 55–64.

- THOMAS, J. A., SIMCOX, D. J., WARDLAW, J. C., ELMES, G. W., HOCHBERG, M. E. & R. T. CLARKE (1998): Effects of latitude, altitude and climate on the habitat and conservation of the endangered butterfly *Maculinea arion* and its *Myrmica* ant hosts. – *Journal of Insect Conservation* 2: 39–46.
- THOMAS, J. A., TELFER, M. G., ROY, D. B., PRSTON, C. D., GREENWOOD, J. J., ASHER, J., FOX, R., CLARKE, R. T. & J. H. LAWTON (2004): Comparative losses of British butterflies, birds and plants and the global extinction crisis. – *Science* 303: 1879-1881.
- THOMAS, J. A., SIMCOX, D. J. & R. T. CLARKE (2009): Successful conservation of a threatened *Maculinea* butterfly. – *Science*, 325, 80–83.
- THOMSON, G. (1980): The Butterflies of Scotland. Croom Helm, London, 267 S.
- THUST, R., THIELE, A. & K. GÖHL (2001): Das Wald-Wiesenvögelchen (*Coenonympha hero*) (Linnaeus, 1761: Lepidoptera, Nymphalidae) in Thüringen – ein Nachruf und ein Lehrstück. – *Natur und Landschaft* 76 (12): 542-546.
- THUST, R., KUNA, G. & R.-P. ROMMEL (2006): Die Tagfalterfauna Thüringens. Zustand in den Jahren 1991 bis 2002. Entwicklungstendenzen und Schutz der Lebensräume. – Naturschutzreport 23 (Jena), 199 S.
- TRAUTNER, J. & HERMANN, G. (2008): Die Sumpfschrecke (*Stethophyma grossum* L., 1758) im Aufwind – Erkenntnisse aus dem zentralen Baden-Württemberg. – *Articulata* 23 (2): 37-52.
- TOLMAN, T. (2001): Photographic guide to the butterflies of Britain and Europe. – Oxford University Press, XVI + 305 pp.
- TOLMAN, T. & R. LEWINGTON (1998): Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. – Frankh-Kosmos-Verlag, 536 S.
- TREIBER, R. (2003): Genutzte Mittelwälder – Zentren der Artenvielfalt für Tagfalter und Widderchen im Südsass. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* 35 (1): 50-63.
- TRUSCH, R. & S. HAFNER (2005): Neue Beobachtungen zu *Parnassius mnemosyne* auf der Schwäbischen Alb. In: EBERT, G. (Hrsg.) (2005): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band 10, Ergänzungsband. – Eugen Ulmer (Stuttgart), 38-41.
- TURNER, E. C., GRANROTH, H. M. V., JOHNSON, H. R., LUCAS, C. B. H., THOMPSON, A. M., FROY, H., GERMAN, R. N. & R. HOLDGATE (2009): Habitat preference and dispersal of the Duke of Burgundy butterfly (*Hamearis lucina*) on an abundant chalk quarry in Bedfordshire, U. K. *Journal of Insect Conservation* 13, 475-486.
- UBA / UMWELTBUNDESAMT (2006): Künftige Klimaänderungen in Deutschland – Regionale Projektionen für das 21. Jahrhundert. – Online unter <http://www.umweltbundesamt.de/uba-info-presse/hintergrund/Klimaaenderungsworkshop.pdf>
- VAN SWAAY, C. A. M. (2002): The importance of calcareous grassland for butterflies in Europe. – *Biological*

Conservation. 104: 315–318.

- VAN SWAAY, C. A. M. & M. S. WARREN (Hrsg.) (2003): Prime butterfly areas in Europe: priority sites for conservation. – Selbstverlag, Wageningen.
- VERA, F. W. M. (2000): Grazing ecology and forest history. – CABI, 528 S.
- VOGEL, K. (1997): Sonne, Ziest und Flockenblumen: Was braucht eine überlebensfähige Population des Roten Scheckenfalters (*Melitaea didyma*)? – Cuvillier Verlag, Göttingen.
- VRBA, P., KONVICKA, M. & O. NEDVED (2012): Cold hardiness of mountain and lowland butterflies. – Präsentation online abrufbar unter: http://www.vlindernet.nl/doc/8-4Vrba_Wageningen.pdf. Zuletzt aufgerufen am 05.01.2013.
- WADELL, J., NEATH, B. & P. KIRKLAND (2005): Recent high altitude observations of Scotch Argus *Erebia aethiops* (Esp.) in Scotland. *Atropos* 26: 20–22.
- WAGNER, W. (2005): Neue Erkenntnisse zur Ökologie der Arten der Gattung *Pyrgus* in Baden-Württemberg. – In: EBERT (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs, Band 10, S. 48–66. Ulmer-Verlag.
- WAGNER, W. (2006a): Die Gattung *Pyrgus* in Mitteleuropa und ihre Ökologie – Larvalhabitate, Nährpflanzen und Entwicklungszyklen. – In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 68 (3/4): 83–122.
- WAGNER, W. (2006b): Präimaginalökologie mitteleuropäischer *Zygaena*-Arten – schwerpunktmäßig untersucht auf Magerrasen der Schwäbischen Alb – In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.) (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 68 (3/4): 171–196.
- WALLISDEVRIES, M. F. (2006): Larval habitat quality and its significance for the conservation of *Melitaea cinxia* in northwestern Europe. – In: FARTMANN, T. & G. HERMANN (Hrsg.): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 68 (3/4): 281–294.
- WALLISDEVRIES, M.F. & C. VAN SWAAY (2006): Global warming and excess nitrogen may induce butterfly decline by microclimatic cooling. – *Glob. Change Biol.* 12(9): 1620–162.
- WALTHER, G.-R., POST, E., CONEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T. C. J., FROMENTIN, J.-M., HOEGH-GULDBERG, O. & F. BAIRLEIN (2002): Ecological responses to recent climate change. – *Nature*, Vol. 416, 389–400.
- WARREN, B. B. C. J. (1936): Monograph of the Genus *Erebia*. – British Museum of Natural History, London.
- WARREN, M. S. (1995): Managing local microclimates for the high brown fritillary, *Argynnis adippe*. – In: PULLIN, A. S. (Hrsg.): Ecology and conservation of butterflies. – Chapman & Hall, London: 198–210.
- WARREN, M. S. & R. S. KEY (1991): Woodlands: past, present and potential for insects. The Conservation of

Insects and their Habitats (ed. by Collins, N. M. & J. A. Thomas), 155-211. Academic Press London, UK.

WARREN, M. S. & J. A. THOMAS (1992): Butterfly responses to coppicing. - In: BUCKLEY, G. P. (ed.): Ecology and management of coppice woodlands. Chapman & Hall, London: 249-270.

WARREN, M. S., HILL, J. K., THOMAS, J. A., ASHER, J., FOX, R., HUNTLEY, B., ROY, D. B., TELFER, M. G., JEFFCOATE, S., HARDING, P., JEFFCOATE, G., WILLIS, S. G., GREATORX-DAVIES, J. N., MOSS, D. & C. D. THOMAS (2001): Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. – *Nature* 414: 65–69.

WARREN, M. S. & N. A. D. BOURN (2011): Ten challenges for 2010 and beyond to conserve Lepidoptera in Europe. *Journal of Insect Conservation* 15, 321-326.

Web of Science® Database (2012): © [Thomson Reuters](http://apps.isiknowledge.com) – Online unter <http://apps.isiknowledge.com>, abgerufen am 20.10.2012.

WEBER, H. E. (1986): Waldumwandlung durch Beweidung in Niedersachsen. - *Natur und Landschaft* 61: 330-333.

WEIDEMANN, H.-J. (1988): Tagfalter Band 1 u. 2. Verlag J. Neumann-Neudamm GmbH & Co. KG. Melsungen.

WEIDEMANN, H.-J. (1989): Die Bedeutung von Sukzession und „Störstellen“ für den Biotopschutz bei Schmetterlingen. – *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 29: 239–247.

WEIDEMANN, H.-J. (1995): Tagfalter: beobachten, bestimmen. - 2. völlig neu bearb. Aufl., Naturbuch-Verlag (Augsburg), 659 S.

WIERZCHOWSKI, F. (2004): Tagfalter- und Widderchengemeinschaften von Silikat-Magerrasen-Komplexen. - In: MATTES, H. & T. FARTMANN (Hrsg.): Biozönosen in einer alten Kulturlandschaft. Studienprojekt Vogelschutzgebiet Medebacher Bucht. - Unveröff. Studienprojekt, 29-45.

WIKLUND, C. (1984): Egg-laying patterns in butterflies in relation to their phenology and the visual apparency and abundance of their host plants. - *Oecologia* 63, 23-29.

WILLIAMS, B. K. & K. TITUS (1988): Assessment of sampling stability in ecological applications of discriminant analysis. - *Ecol.* 69: 1275-1291.

WILLIAMS C. M., HELLMANN, J. & B. J. SINCLAIR (2012): Lepidopteran species differ in susceptibility to winter warming. - *Climate Research* 53 (2), 119-130.

WILLIAMS C. M., HENRY, H. A. L. & B. J. SINCLAIR (2014): Cold truths: How winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. - *Biological Reviews*.

WILLIAMS, K. S. & L. E. GILBERT (1981): Insects as Selective Agents on Plant Vegetative Morphology: Egg Mimicry reduces Egg Laying by Butterflies. - *Science* Vol. 212, No. 4493, 467-469.

WILLIS, S. G., THOMAS, C. D., HILL, J. K., COLLINGHAM, Y. C., TELFER, M. G., FOX, R. & B. HUNTLEY (2009): Dynamic

distribution modelling: predicting the present from the past. *Ecography*, Vol. 32, Issue 1: 5-12.

- WOLF, R. & P. ZIMMERMANN (Hrsg.) (1996): Wacholderheiden am Ostrande des Schwarzwaldes. - Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, 619 S.
- ZAPP, A. (2010): Montane Tagfalter im Rückzug: zur Chlorologie und Ökologie von *Erebia ligea* (LINNAEUS, 1758) und *Lycaena virgaureae* (LINNAEUS, 1758) im Hunsrück (Rheinland-Pfalz, Saarland). - *Abh. Delattinia* 35/36: 455-485.
- ZIER, L. (1985): Das Pfrunger Ried. - Institut für Ökologie und Naturschutz (Karlsruhe), 307 S.
- ZINNERT, K.-D. (1966): Beitrag zur Faunistik und Ökologie der in der Oberrheinebene und im Südschwarzwald vorkommenden Satyriden und Lycaeniden (Lepidoptera). - *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.* 56, 77-141.

7. Anhang

Tab. 7.1: Ehemals von *E. medusa* besiedelte Habitate in Baden-Württemberg, die von der Art aufgegeben wurden und im Laufe der Untersuchungen nicht mehr bestätigt werden konnten. Die vorletzte Spalte gibt die Anzahl der damals nachgewiesenen Individuen an (bei Tieren aus Belegsammlungen häufig n = 1), die letzte Spalte das Datum des letzten Nachweises.

Naturraum 4. Ordnung	MTB	Fundort		Anzahl	Datum
Kraichgau	7017D	Nöttingen	Ranntal	4	18.05.1966
Kraichgau	7017B	Königsbach-Stein	Heustätt, Stäudich, Tanzplatz	2	23.05.1968
Kraichgau	7017B	Königsbach-Stein	Lindtal	1	28.05.1978
Neckarbecken	7019C	Mühlhausen a. d. Enz	Kammertenberg	1	27.05.1956
Neckarbecken	7020D	Markgröningen	NSG Leudelsbachtal	1	27.06.1989
Neckarbecken	7119C	Weißbach	Hoher Acker	4	15.05.1994
Neckarbecken	7120D	Stuttgart-Weilimdorf	Erddeponie Grüner Heiner	3	20.06.1998
Neckarbecken	7119C	Weissach-Flacht	NSG Hartmannsberg	1	05.06.2001
Strom- und Heuchelberg	6919D	Häfnerhaslach	NSG Unterer Berg	1	14.06.2000
Bauland	6621A	Dallau	NSG Dallauer Tal	1	1999
Tauberland	6323B	Werbach	NSG Apfelberg	1	20.06.1984
Tauberland	6323C	Schweinberg	Laubertal	5	02.06.1985
Tauberland	6423D	Oberlauda	Steinbacher Grund	2	30.05.2003
Tauberland	6323C	Königheim	Im Adell	3	24.05.2006
Tauberland	6424C	Edelfingen	NSG Ringelster	k.A.	2000-2010
Tauberland	6424D	Oberbalbach	Mühlberg	k.A.	2000-2010
Kocher-Jagst-Ebenen	6524C	Horrenbach	Trockenhang	5	20.05.1982
Kocher-Jagst-Ebenen	6622C	Ruchsen/Möckmühl	NSG Hergstbachtal	18	11.05.1993
Kocher-Jagst-Ebenen	6824B	Cröffelbach	Magerhang	1	1995
Kocher-Jagst-Ebenen	6625C	Eichholz	Brache und magere Waldränder	4	29.05.2003
Mittelfränkisches Becken	6927C	Wörth	Streuwiese (NSG)	10	12.06.1991
Schwäbisch-Fränkische Waldberge	7022B	Reichenberg	Hochspannungstrasse	k.A.	1990
Schwäbisch-Fränkische Waldberge	6924B	Schwäbisch Hall	Einkorn, Südhang (Halbtrockenrasen)	2	02.06.1996
Mittleres Albvorland	7520D	Gönningen	NSG Unter Lauhern	63	1985
Östliches Albvorland	7224D	Wißgoldingen	Stuifen	1	08.06.2006
Schönbuch und Glemswald	7520A	Tübingen	Steinlach	1	24.05.1924
Schönbuch und Glemswald	7420C	Tübingen	NSG Ödenburg	1	06.04.1973 (Raupe)
Schönbuch und Glemswald	7419D	Tübingen	NSG Spitzberg	1	06.05.1976
Schönbuch und Glemswald	7220D	Musberg	NSG Mahdenbachtal	20	01.06.1979
Schönbuch und Glemswald	7420A	Bebenhausen	Goldersbachtal	>1	13.05.1980
Schönbuch und Glemswald	7420C	Tübingen	Morgenstelle, Neuhalde	>1	13.05.1980

Naturraum 4. Ordnung	MTB	Fundort		Anzahl	Datum
Schönbuch und Glemswald	7320A	Schönaich	Speidelsmühle	1	26.05.1980
Schönbuch und Glemswald	7420A	Tübingen	Heuberger Tor	>1	09.05.1981
Schönbuch und Glemswald	7420A	Tübingen	Kirnbachtal	2	20.05.1982
Schönbuch und Glemswald	7419D	Tübingen-Hirschau	NSG Hirschauer Berg, Burghalde	1	01.06.1983
Schönbuch und Glemswald	7320D	Dettenhausen	NSG Schaichtal	k.A.	1985
Schönbuch und Glemswald	7220A	Stuttgart	Hölzer See	1	21.06.1987
Schönbuch und Glemswald	7320B	Plattenhardt	Kleinmichelesmühle	1	1988
Schönbuch und Glemswald	7320C	Weil im Schönbuch	Golfplatz	2	1989
Schönbuch und Glemswald	7421D	Sondelfingen	Hochspannungstrasse	10	1990
Schönbuch und Glemswald	7419B	Ammerbuch	Appenhalde und Blaier	k.A.	1993
Schönbuch und Glemswald	7419B	Entringen	Sonnenhalde	k.A.	1993
Schönbuch und Glemswald	7419B	Entringen	Unterhalb Waldsportplatz	k.A.	1993
Schönbuch und Glemswald	7419D	Entringen	Hegnabrunn und Bräuning	k.A.	1993
Schönbuch und Glemswald	7420C	Tübingen	Hirschhalde	k.A.	1993
Schönbuch und Glemswald	7320A	Böblingen	Standortübungsplatz, Kaisereiche	25	15.06.1995
Schönbuch und Glemswald	7220C	Leonberg	Verkehrsnebenflächen süd-westl. Frauenkreuz	2	24.05.2001
Schönbuch und Glemswald	7319B	Ehningen	Stelzenhau, Sturmwurfflächen	1	27.05.2001
Schönbuch und Glemswald	7320C	Holzgerlingen	Deponie Ritterbuch	2	20.05.2002
Schönbuch und Glemswald	7320C	Schönaich	Straßenböschungen östl. Wolfenmühle	3	20.05.2002
Schönbuch und Glemswald	7320C	Weil im Schönbuch-Neuweiler	Straßenböschungen	3	20.05.2002
Schönbuch und Glemswald	7319C	Herrenberg	Fichtenberg	2	23.05.2002
Schönbuch und Glemswald	7319B	Ehningen	Magere Straßenböschungen	1	24.05.2002
Schönbuch und Glemswald	7320A	Böblingen	Standortübungsplatz, Beim Toten Mann	1	01.06.2003
Schönbuch und Glemswald	7319B	Ehningen	Stelzenhau, Hochspannungstrasse	5	27.05.2005
Obere Gäue Nord	7119C	Friolzheim	Betzenbuckel	1	12.06.1971
Obere Gäue Nord	7218B	Neuhausen	NSG Büchelberg	1	11.06.1986
Obere Gäue Nord	7119C	Heimsheim	Dickenberg	3	03.06.1988
Obere Gäue Nord	7319B	Böblingen	Ochsenhau	2	15.05.1991
Obere Gäue Nord	7219C	Aidlingen-Lehenweiler	Wacholderheide	5	15.05.1997
Obere Gäue Nord	7319B	Böblingen	FND Entensee	1	15.06.1997
Obere Gäue Nord	7319B	Aidlingen-Dachtel	NSG Storrenberg	3	16.05.1998
Obere Gäue Nord	7319B	Böblingen	Gutwiesen	2	22.05.1999

Naturraum 4. Ordnung	MTB	Fundort		Anzahl	Datum
Obere Gäue Nord	7219C	Grafenau-Döffingen	Südl. Ortsrand	5	13.05.2000
Obere Gäue Nord	7319B	Aidlingen	Unholdenbühl	3	13.05.2000
Obere Gäue Nord	7319B	Ehningen	Autobahnausfahrt	2	13.05.2000
Obere Gäue Nord	7319B	Aidlingen-Dachtel	Westl. Bärenstall	1	21.05.2000
Obere Gäue Nord	7219C	Grafenau-Dätzingen	FND Amtshalde	1	01.06.2000
Obere Gäue Nord	7319B	Böblingen-Dagersheim	Vorderer Wald	1	30.05.2002
Lonetal-Flächenalb	7327C	Eselsburg	NSG Eselsburger Tal	1	14.06.2001
Donau-Ablach-Platten	8021D	Pfullendorf	NSG Taubenried	1	01.06.1987
Donau-Ablach-Platten	7823D	Uttenweiler	NSG Uttenweiler Ried	3	13.06.2001
Oberschwäbisches Hügelland	8122C	Deggenhausen	Evagarten	15	08.06.1982
Oberschwäbisches Hügelland	8022C	Ostrach-Egelreute	NSG Pfrunger Ried, Großer Trauben	1	08.06.1982
Oberschwäbisches Hügelland	8022C	Ostrach-Egelreute	NSG Pfrunger Ried, Schnödenwiesen	1	08.06.1982
Oberschwäbisches Hügelland	8022D	Altshausen-Kreenried	Bahndamm	2	08.06.1982
Oberschwäbisches Hügelland	8222A	Deggenhausertal	FND Falkenhalden	3	31.05.1983
Oberschwäbisches Hügelland	8122A	Ilmensee	NSG Ruschweiler	50	1984
Riß-Aitrach-Platten	7924B	Ummendorf	NSG Ummendorfer Ried	1	11.06.1939
Riß-Aitrach-Platten	8126A	Altmannshofen	NSG Laubener Brunnen	1	08.06.1983
Riß-Aitrach-Platten	8126A	Leutkirch i. A.	Boschenmühle	1	01.06.1984
Riß-Aitrach-Platten	8126C	Leutkirch i. A.	Schillersiedlung	1	17.06.1984
Westallgäuer Hügelland	8225A	Arrisried	NSG Arrisrieder Moos	1	03.06.1982
Westallgäuer Hügelland	8225A	Kisslegg	Burgermoos, Bahndamm	1	24.06.2005
Westallgäuer Hügelland	8124D	Wolfegg	Grünenberger Weiher und Bahnlinie	k.A.	1980er-Jahre
Bodenseebecken	8222D	Markdorf	Leimbacher Ried, Hutwiesen	1	04.06.1978
Hegau	8218B	Singen	Hohentwiel	1	13.06.1921
Hegau	8220C	Allensbach	NSG Schalmenried	1	18.05.1993
Hegau	8118C	Welschingen	Lützenhart	4	1994
Hegau	8220A	Möggingen	NSG Mindelsee, östl. Riedwiesen	1	13.06.1994
Hegau	8220A	Radolfzell-Liggeringen	NSG Oberöschle	2	03.06.2002
Hegau	8119A	Eigeltingen	verbuschte Magerwiese	5	22.05.2003

Tab. 7.2: Oneway-ANOVA nach Scheffé-Prozedur für die für *E. medusa* ausgewählten Parameter.

		ONEWAY ANOVA				
		Quadrats umme	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
HöhenlagemNN	Zwischen den Gruppen	4358200	4	1089550,0	134,339	,000
	Innerhalb der Gruppen	3495592	431	8110,423		
	Gesamt	7853792	435			
Flächengröße _{ha}	Zwischen den Gruppen	6816,398	4	1704,099	2,612	,035
	Innerhalb der Gruppen	281175,0	431	652,378		
	Gesamt	287991,4	435			
Isolation _{km}	Zwischen den Gruppen	12,800	4	3,200	8,480	,000
	Innerhalb der Gruppen	162,645	431	,377		
	Gesamt	175,445	435			
EXP _°	Zwischen den Gruppen	272600,4	4	68150,108	5,585	,000
	Innerhalb der Gruppen	5259119	431	12202,133		
	Gesamt	5531720	435			
INKL	Zwischen den Gruppen	5501,124	4	1375,281	11,747	,000
	Innerhalb der Gruppen	50458,262	431	117,073		
	Gesamt	55959,386	435			
KHÖHE _{CM}	Zwischen den Gruppen	63723,940	4	15930,985	32,519	,000
	Innerhalb der Gruppen	211149,0	431	489,905		
	Gesamt	274872,9	435			
B1Deckung	Zwischen den Gruppen	8898,902	4	2224,726	4,860	,001
	Innerhalb der Gruppen	197307,8	431	457,791		
	Gesamt	206206,7	435			
B2Deckung	Zwischen den Gruppen	3714,105	4	928,526	2,936	,020
	Innerhalb der Gruppen	136306,2	431	316,256		
	Gesamt	140020,3	435			
S1Deckung	Zwischen den Gruppen	2842,375	4	710,594	6,410	,000
	Innerhalb der Gruppen	47779,953	431	110,858		
	Gesamt	50622,328	435			
S2Deckung	Zwischen den Gruppen	1555,346	4	388,836	3,366	,010
	Innerhalb der Gruppen	49786,631	431	115,514		
	Gesamt	51341,977	435			
S3Deckung	Zwischen den Gruppen	3692,320	4	923,080	4,333	,002
	Innerhalb der Gruppen	91811,894	431	213,021		
	Gesamt	95504,214	435			
KDECKUNG	Zwischen den Gruppen	3782,680	4	945,670	6,111	,000
	Innerhalb der Gruppen	66694,643	431	154,744		
	Gesamt	70477,323	435			
MDECKUNG	Zwischen den Gruppen	9755,818	4	2438,955	2,385	,051
	Innerhalb der Gruppen	440708,0	431	1022,524		
	Gesamt	450463,8	435			
SDECKUNG	Zwischen den Gruppen	27301,540	4	6825,385	7,371	,000
	Innerhalb der Gruppen	399111,7	431	926,013		
	Gesamt	426413,2	435			
Off.BodenDeckung	Zwischen den Gruppen	1673,843	4	418,461	5,444	,000
	Innerhalb der Gruppen	33131,400	431	76,871		
	Gesamt	34805,243	435			
AmeisenhaufenDeckung	Zwischen den Gruppen	12,058	4	3,015	5,239	,000
	Innerhalb der Gruppen	248,019	431	,575		
	Gesamt	260,077	435			
RohbodenDeckung	Zwischen den Gruppen	1848,533	4	462,133	6,311	,000
	Innerhalb der Gruppen	31562,223	431	73,230		
	Gesamt	33410,756	435			
GrusDeckung	Zwischen den Gruppen	4,507	4	1,127	1,103	,355
	Innerhalb der Gruppen	440,379	431	1,022		
	Gesamt	444,885	435			
SteineDeckung	Zwischen den Gruppen	6,835	4	1,709	1,610	,171
	Innerhalb der Gruppen	457,423	431	1,061		
	Gesamt	464,258	435			
FelsDeckung	Zwischen den Gruppen	6,879	4	1,720	2,248	,063
	Innerhalb der Gruppen	329,720	431	,765		
	Gesamt	336,599	435			
B.pinnatumDeckung	Zwischen den Gruppen	28407,251	4	7101,813	24,442	,000
	Innerhalb der Gruppen	125231,1	431	290,559		
	Gesamt	153638,3	435			
C.epigejosDeckung	Zwischen den Gruppen	11670,446	4	2917,612	17,986	,000
	Innerhalb der Gruppen	69916,531	431	162,219		
	Gesamt	81586,977	435			
B.sylvaticumDeckung	Zwischen den Gruppen	361,030	4	90,257	,699	,593
	Innerhalb der Gruppen	55684,707	431	129,199		
	Gesamt	56045,736	435			
Moliniassp.Deckung	Zwischen den Gruppen	10386,399	4	2596,600	17,595	,000
	Innerhalb der Gruppen	63606,261	431	147,578		
	Gesamt	73992,660	435			
Carexssp.Deckung	Zwischen den Gruppen	120,264	4	30,066	1,235	,295
	Innerhalb der Gruppen	10492,223	431	24,344		
	Gesamt	10612,487	435			
Luzulassp.Deckung	Zwischen den Gruppen	709,849	4	177,462	14,443	,000
	Innerhalb der Gruppen	5295,764	431	12,287		
	Gesamt	6005,613	435			
Sonnenscheindauer _{Junih}	Zwischen den Gruppen	36,411	4	9,103	20,661	,000
	Innerhalb der Gruppen	189,888	431	,441		
	Gesamt	226,300	435			

Tab. 7.3: Ehemals von *E. aethiops* besiedelte Habitate in Baden-Württemberg, die von der Art aufgegeben wurden und im Laufe der Untersuchungen nicht mehr bestätigt werden konnten. Die vorletzte Spalte gibt die Anzahl der damals nachgewiesenen Individuen an (bei Tieren aus Belegsammlungen häufig n = 1), die letzte Spalte das Datum des letzten Nachweises.

Naturraum 4. Ordnung	MTB	Fundort		Anzahl	Datum
Kaiserstuhl	7811D	Bischoffingen	Mondhalde	1	19.07.1947
Kaiserstuhl	7912A	Vogtsburg	NSG Badberg	1	21.08.1963
Kaiserstuhl	7812C	Schelingen	NSG Scheibenbuck	1	13.08.1979
Kaiserstuhl	7911B	Schelingen	Totenkopf	1	14.08.1980
Markgräfler Rheinebene	8011B	Breisach	Karpfenhod	1	1982
Markgräfler Rheinebene	8111C	Zienken	NSG Sandkopf	2	26.07.2009
Kraichgau	6917A	Untergrombach	NSG Michaelsberg	1	18.08.1901
Kraichgau	7017B	Königsbach-Stein	Heustätt, Tanzplatz, Steudich und Steinerhölzle	2	13.08.1966
Kraichgau	7017D	Nöttingen	Ranntal	1	27.07.1974
Kraichgau	7117B	Dietlingen	Römerberg		18.08.1975
Tauberland	6323A	Külsheim	NSG Kleiner Heidberg	1	07.08.1984
Tauberland	6323C	Königheim	NSG Langenfeld/Geißbuckel	3	18.07.1986
Tauberland	6323B	Werbach	NSG Apfelberg	10	30.07.1993
Tauberland	6424B	Lauda-Königshofen	Muckenwinkel	2	02.08.1995
Tauberland	6424A	Oberlauda	Hag	k.A.	2000
Tauberland	6524A	Bad Mergentheim	Braunstatt	k.A.	2000
Tauberland	6324C	Grünsfeld	NSG Besselberg	k.A.	2000
Tauberland	6424C	Edelfingen	NSG süd-westl.	k.A.	2000
Tauberland	6424C	Edelfingen	Ringelstal	2	15.07.2002
Kocher-Jagst-Ebenen	6624A	Dörzbach	k.A.	k.A.	1993
Kocher-Jagst-Ebenen	6624B	Ailringen/Jagst	Waldränder	k.A.	31.07.1995
Kocher-Jagst-Ebenen	6624D	Mulfingen	Hänge des Rötelbachtals	2	29.07.2000
Kocher-Jagst-Ebenen	6625C	Mulfingen	Hänge des Rötelbachtals	5	29.07.2000
Schurwald und Welzheimer Wald	7123D	Urbach	Bärenbachtal	1	12.08.1967
Schwäbisch-Fränkische Waldberge	7025B	Sulzbach a. K.	Senzenberg	1	11.08.1961
Schwäbisch-Fränkische Waldberge	6925D	Kammerstatt	Rottal bei Willa	1	17.08.1963
Schwäbisch-Fränkische Waldberge	6925D	Kammerstatt	Treibsee	1	04.08.1964
Schwäbisch-Fränkische Waldberge	6924D	Sulzbach a. K.	Eisbachtal	3	31.07.1988
Schönbuch und Glemswald	7419D	Tübingen	Spitzberg	2	09.08.1928
Schönbuch und Glemswald	7220C	Magstadt	Hölzer See	2	09.08.1965
Schönbuch und Glemswald	7320A	Schönaich	Elsenhalde	1	07.08.1974
Schönbuch und Glemswald	7420A	Bebenhausen	Goldersbachtal	1	08.08.1980
Schönbuch und Glemswald	7320B	Musberg	Otterhäule	1	1987
Schönbuch und Glemswald	7320D	Stetten	Kochenmühle	1	1987
Schönbuch und Glemswald	7220C	Böblingen	Mönchsbrunnen	1	29.07.1994
Schönbuch und Glemswald	7220C	Böblingen	Berstlachtal, Bahnböschung	4	15.08.1995
Schönbuch und Glemswald	7220D	Sindelfingen	NSG Mahdenbachtal	20	15.08.1995
Obere Gäue Nord	7417B	Haiterbach	Haiterbacher Heckengäu	8	1990

Naturraum 4. Ordnung	MTB	Fundort		Anzahl	Datum
Obere Gäue Nord	7417B	Egenhausen	NSG Egenhauser Kapf mit Brömbachtal	63	1990
Obere Gäue Nord	7418D	Mötzingen	Wängen	1	10.08.2008
Obere Gäue Süd	7519C	Bietenhausen	NSG Kapfhalde	5	1984
Albuch und Härtsfeld	7225C	Degenfeld	NSG Kaltes Feld	k.A.	1989
Albuch und Härtsfeld	7126B	Aalen	Heide am Wanderheim Röthart	k.A.	1997
Albuch und Härtsfeld	7126C	Essingen	Heide westl. Ölmühle	k.A.	1997
Albuch und Härtsfeld	7126C	Essingen	Heide süd-westl. Prinzeck	k.A.	1997
Albuch und Härtsfeld	7126D	Unterkochen	Kocherursprung	k.A.	1993
Albuch und Härtsfeld	7126D	Unterkochen	Heide nördl. Unterkochen	k.A.	1997
Albuch und Härtsfeld	7126D	Unterkochen	Heide Birkhof	2	28.08.2001
Mittlere Flächenalb	7723C	Emeringen	Hinterer Guggenbühl	1	31.08.1997
Donau-Ablach-Platten	7923B	Bad Buchau	Federseeried/Steinhauer Ried	5	1977
Oberschwäbisches Hügelland	8124C	Schlier	Fuchsenloch (Altdorfer Wald)	1	07.08.1965
Oberschwäbisches Hügelland	8124C	Baienfurt	Aachtal bei Waldbad (Altdorfer Wald)	1	04.08.1975
Oberschwäbisches Hügelland	8124C	Bergatreute	Schwarzenbachtal (Altdorfer Wald)	1	27.07.1979
Oberschwäbisches Hügelland	8124C	Bergatreute	Haggismoos (Altdorfer Wald)	1	28.07.1979
Oberschwäbisches Hügelland	8123B	Blitzenreute	Mettisried bei Vorsee	1	07.09.1980
Oberschwäbisches Hügelland	8023D	Wolpertswende-Stuben	NSG Dolpenried	6	18.08.1985
Oberschwäbisches Hügelland	8024C	Bad Waldsee	NSG Steinacher Ried	10	22.07.1986
Oberschwäbisches Hügelland	8022C	Pfrungen	NSG Pfrunger-Burgweiler Ried	3	14.08.1987
Oberschwäbisches Hügelland	8023A	Bad Saulgau-Luditsweiler	Haldenmoos	1	29.08.1991
Oberschwäbisches Hügelland	8124A	Baindt	Baindter Wald nördlich Ortschaft (Altdorfer Wald)	15	06.08.1992
Oberschwäbisches Hügelland	8124D	Bergatreute	NSG Weißenbronnen (Altdorfer Wald)	1	12.08.2007
Adelegg	8226D	Rohrdorf	Rohrdorfer Tobel	6	25.07.1983
Westallgäuer Hügelland	8224D	Wangen/Herfatz	Untere Argen, B32	1	26.07.1990
Bodenseebecken	8323D	Tett nang-Laimnau	Südhang des Drackenstein	3	30.07.1979
Bodenseebecken	8323D	Tett nang-Laimnau	Grafenholz	2	30.07.1981
Bodenseebecken	8321A	Konstanz-Wollmatingen	Bettenberg	2	1987
Hegau	8218B	Singen	Hohentwiel	2	14.08.1914
Hegau	8118C	Welschingen	Hohenhewen	1	12.08.1991

Tab. 7.4: Oneway-ANOVA nach Scheffé-Prozedur für die für *E. aethiops* ausgewählten Parameter.

		ONEWAY ANOVA				
		Quadrats umme	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
KHÖHECM	Zwischen den Gruppen	65171,674	5	13034,335	27,015	,000
	Innerhalb der Gruppen	211811,8	439	482,487		
	Gesamt	276983,5	444			
B1Deckung	Zwischen den Gruppen	15266,547	5	3053,309	6,723	,000
	Innerhalb der Gruppen	199361,5	439	454,126		
	Gesamt	214628,1	444			
B2Deckung	Zwischen den Gruppen	3975,705	5	795,141	2,668	,022
	Innerhalb der Gruppen	130851,4	439	298,067		
	Gesamt	134827,2	444			
S1Deckung	Zwischen den Gruppen	1966,352	5	393,270	3,778	,002
	Innerhalb der Gruppen	45691,722	439	104,081		
	Gesamt	47658,073	444			
S2Deckung	Zwischen den Gruppen	1166,949	5	233,390	2,379	,038
	Innerhalb der Gruppen	43069,820	439	98,109		
	Gesamt	44236,769	444			
S3Deckung	Zwischen den Gruppen	3946,542	5	789,308	3,780	,002
	Innerhalb der Gruppen	91672,089	439	208,820		
	Gesamt	95618,632	444			
KDECKUNG	Zwischen den Gruppen	3525,539	5	705,108	4,746	,000
	Innerhalb der Gruppen	65221,246	439	148,568		
	Gesamt	68746,785	444			
MDECKUNG	Zwischen den Gruppen	14483,367	5	2896,673	2,874	,014
	Innerhalb der Gruppen	442428,1	439	1007,809		
	Gesamt	456911,5	444			
SDECKUNG	Zwischen den Gruppen	9110,356	5	1822,071	1,951	,085
	Innerhalb der Gruppen	409899,5	439	933,712		
	Gesamt	419009,9	444			
Off.BodenDeckung	Zwischen den Gruppen	1389,865	5	277,973	3,723	,003
	Innerhalb der Gruppen	32781,011	439	74,672		
	Gesamt	34170,876	444			
AmeisenhaufenDeckung	Zwischen den Gruppen	11,975	5	2,395	4,236	,001
	Innerhalb der Gruppen	248,233	439	,565		
	Gesamt	260,209	444			
RohbodenDeckung	Zwischen den Gruppen	1520,684	5	304,137	4,416	,001
	Innerhalb der Gruppen	30237,110	439	68,877		
	Gesamt	31757,793	444			
GrusDeckung	Zwischen den Gruppen	64,549	5	12,910	7,684	,000
	Innerhalb der Gruppen	737,541	439	1,680		
	Gesamt	802,091	444			
SteineDeckung	Zwischen den Gruppen	32,494	5	6,499	4,082	,001
	Innerhalb der Gruppen	698,938	439	1,592		
	Gesamt	731,432	444			
FelsDeckung	Zwischen den Gruppen	9,427	5	1,885	2,143	,059
	Innerhalb der Gruppen	386,154	439	,880		
	Gesamt	395,581	444			
B.pinnatumDeckung	Zwischen den Gruppen	26753,198	5	5350,640	18,929	,000
	Innerhalb der Gruppen	124090,8	439	282,667		
	Gesamt	150844,0	444			
C.epigejosDeckung	Zwischen den Gruppen	11880,671	5	2376,134	14,861	,000
	Innerhalb der Gruppen	70190,603	439	159,887		
	Gesamt	82071,275	444			
B.sylvaticumDeckung	Zwischen den Gruppen	878,927	5	175,785	1,444	,207
	Innerhalb der Gruppen	53432,330	439	121,714		
	Gesamt	54311,257	444			
Moliniassp.Deckung	Zwischen den Gruppen	10518,396	5	2103,679	14,490	,000
	Innerhalb der Gruppen	63736,335	439	145,185		
	Gesamt	74254,731	444			
Carexssp.Deckung	Zwischen den Gruppen	142,475	5	28,495	1,192	,312
	Innerhalb der Gruppen	10491,638	439	23,899		
	Gesamt	10634,113	444			
Luzulassp.Deckung	Zwischen den Gruppen	152,267	5	30,453	3,980	,002
	Innerhalb der Gruppen	3359,434	439	7,652		
	Gesamt	3511,701	444			
SonnenscheindauerJunih	Zwischen den Gruppen	26,565	5	5,313	12,964	,000
	Innerhalb der Gruppen	179,913	439	,410		
	Gesamt	206,477	444			
Individuenzahl	Zwischen den Gruppen	1249,577	5	249,915	3,732	,003
	Innerhalb der Gruppen	29396,234	439	66,962		
	Gesamt	30645,811	444			
HöhenlagemNN	Zwischen den Gruppen	6797527	5	1359505,4	242,132	,000
	Innerhalb der Gruppen	2464865	439	5614,728		
	Gesamt	9262392	444			
Flächengrößeha	Zwischen den Gruppen	4933,767	5	986,753	2,548	,027
	Innerhalb der Gruppen	170038,0	439	387,330		
	Gesamt	174971,7	444			
Isolationkm	Zwischen den Gruppen	15,917	5	3,183	8,596	,000
	Innerhalb der Gruppen	162,587	439	,370		
	Gesamt	178,504	444			
INKL	Zwischen den Gruppen	9304,654	5	1860,931	16,280	,000
	Innerhalb der Gruppen	50181,020	439	114,308		
	Gesamt	59485,673	444			

Tab. 7.5: Ehemals von *E. ligea* besiedelte Habitate in Baden-Württemberg, die von der Art aufgegeben wurden und im Laufe der Untersuchungen nicht mehr bestätigt werden konnten. Die vorletzte Spalte gibt die Anzahl der damals nachgewiesenen Individuen an (bei Tieren aus Belegsammlungen häufig n = 1), die letzte Spalte das Datum des letzten Nachweises.

Naturraum 4. Ordnung	MTB	Fundort		Anzahl	Datum
Schönbuch und Glemswald	7419D	Tübingen	Spitzberg	k.A.	1750
Schönbuch und Glemswald	7220C	Magstadt	Hölzer See	1	25.07.1969
Schönbuch und Glemswald	7519C	Rottenburg	Rammert	2	10.07.1973
Schönbuch und Glemswald	7420A	Bebenhausen	Kirnbachtal	>1	18.07.1975
Schönbuch und Glemswald	7420A	Bebenhausen	Goldersbachtal	>1	19.07.1975
Schönbuch und Glemswald	7320A	Schönaich	Elsenhalde	1	27.07.1975
Schönbuch und Glemswald	7320C	Neuweiler	Grubenhau	1	15.07.1985
Schönbuch und Glemswald	7321A	Leinfelden-Stetten	Bärensee	k.A.	1985
Schönbuch und Glemswald	7220D	Sindelfingen	NSG Mahdenbachtal	1	28.08.1985
Schönbuch und Glemswald	7419B	Herrenberg	Sommertal	1	15.07.1991
Schönbuch und Glemswald	7419B	Herrenberg	Kayher Tal	1	15.07.1993
Schönbuch und Glemswald	7419B	Herrenberg	Ameisenbühl	1	15.07.1995
Obere Gäue Nord	7218B	Neuhausen	NSG Büchelberg	1	26.07.1958
Obere Gäue Nord	7218B	Möttlingen	Maisgraben	1	04.08.1981
Obere Gäue Nord	7417B	Egenhausen	NSG Egenhäuser Kapf	3	1995
Grindenschwarzwald	7416C	Röt	Dammersbachtal	4	20.07.1967
Grindenschwarzwald	7416C	Baiersbronn	Tonbachtal	2	1975
Albuch und Härtsfeld	7225C	Degenfeld	NSG Kaltes Feld	2	23.07.2005
Albuch und Härtsfeld	7227C	Neresheim	NSG Am Zwing	k.A.	1997
Mittlere Kuppenalb	7620B	Talheim	Seebachtal	1	04.07.1982
Mittlere Kuppenalb	7520D	Öschingen	NSG Auchtert	1	13.07.1992
Mittlere Kuppenalb	7422B	Unterlenningen	Sattelbogen	1	18.07.1999
Mittlere Kuppenalb	7422D	Neuffen	Bauerlochberg, Reitweg	1	22.07.2001
Mittlere Kuppenalb	7424A	Bad Ditzenbach	Galgenberg Osthang	5	01.08.2001
Mittlere Kuppenalb	7324D	Hausen a. d. Fils	Hausener Wand, Michelsberger Heide	1	22.07.2003
Mittlere Kuppenalb	7424A	Bad Ditzenbach	Oberer Berg, Bernecker Weg	1	22.07.2003
Mittlere Kuppenalb	7324D	Hausen a. d. Fils	Weigoldsberg, Heide im Wald	2	24.07.2003
Mittlere Kuppenalb	7520D	Öschingen	Öschenbachtal	3	14.07.2005
Mittlere Kuppenalb	7423A	Ochsenwang	Ochsenwanger Steige, Steinbruch	1	01.08.2005
Mittlere Kuppenalb	7520D	Gönningen	Rossberg	5	22.07.2009
Donau-Ablach-Platten	7923B	Bad Buchau	Federseeried	3	01.08.1977
Donau-Ablach-Platten	8021D	Pfullendorf	NSG Taubenried	20	22.07.1989
Riß-Aitrach-Platten	8126A	Leutkirch-Auenhofen	Tiergarten	1	09.07.1983
Riß-Aitrach-Platten	8126A	Eisenbrechtshofen	Vorbehälter	1	11.07.1983

Naturraum 4. Ordnung	MTB	Fundort		Anzahl	Datum
Riß-Aitrach-Platten	8126C	Leutkirch i. A.	Moosmühle, Kotlachquelle	1	13.07.1983
Riß-Aitrach-Platten	8126C	Balterazhofen	Glockenspeicher	1	18.07.1983
Riß-Aitrach-Platten	8126C	Balterazhofen	Hohe Reute	1	18.07.1983
Riß-Aitrach-Platten	8126C	Leutkirch i. A.	Pfingstweide	1	18.07.1983
Oberschwäbisches Hügelland	8124C	Baienfurt	Aachtal beim Waldbad (Altdorfer Wald)	1	28.07.1975
Oberschwäbisches Hügelland	8124C	Schlier	Fuchsenloch (Altdorfer Wald)	1	26.07.1979
Oberschwäbisches Hügelland	8124C	Bergatreute	Schwarzenbachtal (Altdorfer Wald)	1	27.07.1979
Oberschwäbisches Hügelland	8022C	Pfrungen	NSG Pfrunger Ried	k.A.	1985
Oberschwäbisches Hügelland	8124C	Bergatreute	Aachtal oberhalb Bolanden (Altdorfer Wald)	10	22.07.1988
Oberschwäbisches Hügelland	8122D	Horgenzell	Harttobel	5	31.07.1988
Oberschwäbisches Hügelland	8124D	Alttann	NSG Weißenbronnen (Altdorfer Wald)	1	15.08.2003
Westallgäuer Hügelland	8226A	Isny	Fetzachmoos	1	1975
Westallgäuer Hügelland	8225C	Wangen i. A.	Oberau, Millionenloch	6	17.07.1995
Westallgäuer Hügelland	8224D	Wangen i. A.	Praßbergmühle, Weiherbach	1	18.07.1995
Westallgäuer Hügelland	8225C	Wangen i. A.	Beutelsau, Au, Untere Argen	1	26.07.2011
Hegau	8118B	Engen	FND Talmühle	2	06.08.1999
Hegau	8118D	Engen-Neuhausen	NSG Schoren	1	21.07.2001

Tab. 7.6: Oneway-ANOVA nach Scheffé-Prozedur für die für *E. ligea* ausgewählten Parameter.

		ONEWAY ANOVA				
		Quadratsumme	df	Mittel der Quadrate	F	Signifikanz
HöhenlagemNN	Zwischen den Gruppen	4358200	4	1089550,0	134,339	,000
	Innerhalb der Gruppen	3495592	431	8110,423		
	Gesamt	7853792	435			
Flächengröße	Zwischen den Gruppen	6816,398	4	1704,099	2,612	,035
	Innerhalb der Gruppen	281175,0	431	652,378		
	Gesamt	287991,4	435			
Isolation	Zwischen den Gruppen	12,800	4	3,200	8,480	,000
	Innerhalb der Gruppen	162,645	431	,377		
	Gesamt	175,445	435			
EXP. °	Zwischen den Gruppen	272600,4	4	68150,108	5,585	,000
	Innerhalb der Gruppen	5259119	431	12202,133		
	Gesamt	5531720	435			
INKL	Zwischen den Gruppen	5501,124	4	1375,281	11,747	,000
	Innerhalb der Gruppen	50458,262	431	117,073		
	Gesamt	55959,386	435			
KHÖHE	Zwischen den Gruppen	63723,940	4	15930,985	32,519	,000
	Innerhalb der Gruppen	211149,0	431	489,905		
	Gesamt	274872,9	435			
B1Deckung	Zwischen den Gruppen	8898,902	4	2224,726	4,860	,001
	Innerhalb der Gruppen	197307,8	431	457,791		
	Gesamt	206206,7	435			
B2Deckung	Zwischen den Gruppen	3714,105	4	928,526	2,936	,020
	Innerhalb der Gruppen	136306,2	431	316,256		
	Gesamt	140020,3	435			
S1Deckung	Zwischen den Gruppen	2842,375	4	710,594	6,410	,000
	Innerhalb der Gruppen	47779,953	431	110,858		
	Gesamt	50622,328	435			
S2Deckung	Zwischen den Gruppen	1555,346	4	388,836	3,366	,010
	Innerhalb der Gruppen	49786,631	431	115,514		
	Gesamt	51341,977	435			
S3Deckung	Zwischen den Gruppen	3692,320	4	923,080	4,333	,002
	Innerhalb der Gruppen	91811,894	431	213,021		
	Gesamt	95504,214	435			
KDECKUNG	Zwischen den Gruppen	3782,680	4	945,670	6,111	,000
	Innerhalb der Gruppen	66694,643	431	154,744		
	Gesamt	70477,323	435			
MDECKUNG	Zwischen den Gruppen	9755,818	4	2438,955	2,385	,051
	Innerhalb der Gruppen	440708,0	431	1022,524		
	Gesamt	450463,8	435			
SDECKUNG	Zwischen den Gruppen	27301,540	4	6825,385	7,371	,000
	Innerhalb der Gruppen	399111,7	431	926,013		
	Gesamt	426413,2	435			
Off.BodenDeckung	Zwischen den Gruppen	1673,843	4	418,461	5,444	,000
	Innerhalb der Gruppen	33131,400	431	76,871		
	Gesamt	34805,243	435			
AmeisenhaufenDeckung	Zwischen den Gruppen	12,058	4	3,015	5,239	,000
	Innerhalb der Gruppen	248,019	431	,575		
	Gesamt	260,077	435			
RohbodenDeckung	Zwischen den Gruppen	1848,533	4	462,133	6,311	,000
	Innerhalb der Gruppen	31562,223	431	73,230		
	Gesamt	33410,756	435			
GrusDeckung	Zwischen den Gruppen	4,507	4	1,127	1,103	,355
	Innerhalb der Gruppen	440,379	431	1,022		
	Gesamt	444,885	435			
SteineDeckung	Zwischen den Gruppen	6,835	4	1,709	1,610	,171
	Innerhalb der Gruppen	457,423	431	1,061		
	Gesamt	464,258	435			
FelsDeckung	Zwischen den Gruppen	6,879	4	1,720	2,248	,063
	Innerhalb der Gruppen	329,720	431	,765		
	Gesamt	336,599	435			
B.pinnatumDeckung	Zwischen den Gruppen	28407,251	4	7101,813	24,442	,000
	Innerhalb der Gruppen	125231,1	431	290,559		
	Gesamt	153638,3	435			
C.epigejosDeckung	Zwischen den Gruppen	11670,446	4	2917,612	17,986	,000
	Innerhalb der Gruppen	69916,531	431	162,219		
	Gesamt	81586,977	435			
B.sylvaticumDeckung	Zwischen den Gruppen	361,030	4	90,257	,699	,593
	Innerhalb der Gruppen	55684,707	431	129,199		
	Gesamt	56045,736	435			
Moliniassp.Deckung	Zwischen den Gruppen	10386,399	4	2596,600	17,595	,000
	Innerhalb der Gruppen	63606,261	431	147,578		
	Gesamt	73992,660	435			
Carexssp.Deckung	Zwischen den Gruppen	120,264	4	30,066	1,235	,295
	Innerhalb der Gruppen	10492,223	431	24,344		
	Gesamt	10612,487	435			
Luzulassp.Deckung	Zwischen den Gruppen	709,849	4	177,462	14,443	,000
	Innerhalb der Gruppen	5295,764	431	12,287		
	Gesamt	6005,613	435			
SonnenscheindauerJunih	Zwischen den Gruppen	36,411	4	9,103	20,661	,000
	Innerhalb der Gruppen	189,888	431	,441		
	Gesamt	226,300	435			